Ambrosio García Leal

EL AZAR CREADOR

La evolución de la vida compleja y de la inteligencia



¿En qué dirección avanza la evolución? Hace mucho tiempo que los científicos se resisten a admitir que la evolución siga una dirección «ascendente», desde los organismos supuestamente «inferiores» hasta la complejidad que, por ejemplo, ofrece el cerebro humano. De ahí que autores como Richard Dawkins o Stephen J. Gould, tan enfrentados en otras cuestiones, coincidan en comparar la evolución con un camino errático y azaroso.

En «EL AZAR CREADOR», el biólogo AMBROSIO GARCÍA LEAL hace una decisiva aportación a esta crucial incógnita: la noción de «bomba de complejidad»; ésta promueve la plasticidad fenotípica —o capacidad de modificar la fisiología, la anatomía o el comportamiento según los requerimientos del medio— y permite comprender por qué, a pesar de todo, los organismos parecen alejarse cada vez más de la complejidad mínima y cómo consiguen afrontar de modo eficaz entornos impredecibles. Asimismo, introduce un nuevo concepto de la individualidad darwiniana, compatible con la integración de los individuos en asociaciones cooperativas susceptibles de ser favorecidas por la selección natural. A la hora de independizarse de la incertidumbre ambiental, el sexo y la capacidad de aprender desempeñan un papel fundamental.



Ambrosio García Leal

El azar creador

La evolución de la vida compleja y de la inteligencia

ePub r1.0

Titivillus 24.04.2024

Título original: *El azar creador*
Ambrosio García Leal, 2013

Editor digital: Titivillus
Escaneo, OCR y primera edición: xenornis
ePub base r2.1



Índice de contenido


PROYECTO SCRIPTORIUM
11.º Aniversario
epublibre
«Limitar nuestra
atención a cuestiones
terrestres sería limitar el
espíritu humano. El mayor enemigo
del conocimiento no es la ignorancia,
sino la ilusión del conocimiento».
—Stephen Hawking.
"Mas libros, mas libres"

A todos los que me quieren

Agradecimientos

Muchos amigos y conocidos me han aportado ideas y comentarios que me han ayudado a hacer este libro más legible, pero quiero dar las gracias sobre todo a Josep Serra y a las hermanas Marta e Irene Oliver. También agradezco a mis amigos y colegas Ángel Serrano, Juan Pablo Fuentes y Néstor Herrán (ahora en la Université Pierre et Marie Curie de París) que hayan dedicado parte de su valioso tiempo a revisar el manuscrito. Romualdo Pastor Satorras me proporcionó referencias vitales, cosa que le agradezco. Pablo Markaide, de la Universidad del País Vasco, también me aportó referencias importantes, y le estoy agradecido por ello (y por lo bien que me lo hizo pasar durante mi estancia en Bilbao). Andrés Moya, catedrático de genética en la Universidad de Valencia, y Juan Ignacio Pérez Iglesias, catedrático de fisiología en la Universidad del País Vasco, también han revisado el manuscrito y me han aportado observaciones valiosas. Tampoco quiero olvidarme de dar las gracias a mis amigos de Tusquets Editores, en particular a Josep María Ventosa, por su esmerada corrección del manuscrito, y a Juan Cerezo, por su amistad y su aliento. Por último, quiero dar especialmente las gracias a mi maestro y amigo Jorge Wagensberg, por todos estos años de fecunda interacción intelectual.

Prólogo
¿Azar o necesidad?

De entre todas mis lecturas de estudiante, la que más ha condicionado mi trayectoria científica, e incluso vital, seguramente haya sido *El azar y la necesidad*, de Jacques Monod. Este influyente ensayo, todo un clásico de la literatura científica, abordaba una cuestión que me apasionaba: la aparente contradicción entre el orden biológico y el segundo principio de la termodinámica, según el cual todo sistema físico debe tender espontáneamente a desordenarse con el tiempo. ¿Cómo se explica, entonces, que un huevo inicialmente indiferenciado se desarrolle espontáneamente en una gallina, con todos sus tejidos y órganos altamente complejos? La solución a esta paradoja, adelantada por el gran Erwin Schrödinger, es que los seres vivos obtienen su orden robándoselo a su entorno; no se viola la segunda ley, porque la entropía total (la del sistema vivo más la del entorno) siempre aumenta. Ahora bien, una cosa es que la vida sea *compatible* con el segundo principio de la termodinámica, y otra que sea una consecuencia *necesaria* de las leyes de la física. A Monod no se le escapaba que el fenómeno de la vida seguía siendo inexplicable, de lo cual extraía un sombrío corolario: la vida en general (y la vida humana en particular) es un hecho singular, contingente e improbable, producto en última instancia de un capricho cósmico irrepetible. En otras palabras, Monod explicaba el origen y toda la evolución posterior de la vida en la Tierra por un «milagro».

Esta conclusión me produjo tal indignación intelectual que resolví dedicar mi futura carrera científica a intentar refutarla. ¿Cómo podía un científico que se precie aceptar, por toda explicación, que no hay nada que explicar? Porque apelar a la contingencia absoluta supone incumplir el deber científico de buscar la inteligibilidad, de intentar comprender; supone, en definitiva, renunciar a hacer ciencia. Por otra parte, si algo había demostrado la ciencia hasta entonces es que no teníamos nada de extraordinario: éramos un animal más en un planeta más de un sistema solar más de una galaxia más. ¿Por qué no presuponer, como hipótesis de trabajo, que éramos una consecuencia

más de las leyes físicas, aunque las leyes relevantes para la explicación del fenómeno de la vida estuvieran aún por establecer?

Más tarde supe que Ilya Prigogine y otros precursores en el campo de la termodinámica de procesos irreversibles se me habían adelantado. En este nuevo marco teórico, la vida ya no se contempla como una singularidad improbable, sino como un resultado esperable, incluso necesario, de la autoorganización espontánea de estructuras disipativas en sistemas alejados del equilibrio termodinámico. Aquel nuevo conocimiento me reafirmó en mi convicción de que la línea de pensamiento correcta a la hora de comprender el fenómeno de la vida, y por extensión el de la vida humana, es huir de cualquier tentación de contemplarlo como algo singular y extraordinario. Me sentí reconfortado… y me quedé sin proyecto científico.

Pero pronto encontré otro motivo de indignación intelectual del mismo estilo, esta vez en el campo de la teoría evolutiva. Todos estamos familiarizados con la presentación popular de una evolución progresiva, desde la simplicidad inicial de las bacterias, los organismos más simples, hasta la enorme complejidad somática y mental del ser humano. Esta concepción ingenua de la evolución como un proceso de complicación y perfeccionamiento crecientes conduce inevitablemente a una gran pregunta: ¿por qué sigue habiendo bacterias? (Sí, yo también me la hice en su momento). En otras palabras, ¿por qué sigue habiendo formas de vida «inferiores» o «primitivas», si se supone que la selección natural debería haberlas reemplazado por otras más «avanzadas»? La respuesta es que, en el marco teórico actual, no tiene sentido decir que una forma de vida está más «evolucionada» que otra, porque todas son producto de un escrupuloso proceso de selección natural tendente a la optimización de la eficacia biológica (o, para entendernos, la maximización del éxito reproductivo). En términos de aptitud darwiniana, una bacteria no tiene nada que envidiar a un ser humano. No hay, por lo tanto, ningún motivo para pensar que la selección natural deba conducir necesariamente a la evolución de seres altamente complejos e inteligentes. De hecho, la convención vigente entre los biólogos es que la evolución es un proceso carente de rumbo. No existe ninguna dirección privilegiada de cambio evolutivo, ni ninguna tendencia real al incremento de la complejidad de los organismos vivos.

Pero ¿cómo se explica, entonces, la típica secuencia evolutiva de la historia de la vida tantas veces representada en libros de texto y museos? Los teóricos del darwinismo aducen que se trata de una ilusión, producto de nuestra tendencia a prestar más atención a los vertebrados (el tipo al que pertenecemos nosotros) y a situarnos a

nosotros mismos como punto final de un presunto proceso de perfeccionamiento evolutivo creciente. Lo cierto es que en la teoría darwiniana al uso no hay nada que permita decidir si una forma de vida es mejor o peor que otra en términos absolutos. A lo sumo, sólo se puede hablar de progreso relativo; es decir, toda mejora lo es únicamente en relación con las presiones selectivas circunstanciales, siempre cambiantes. Así, desde este punto de vista, la pérdida del cerebro en un parásito, o de los ojos en un habitante de las cavernas, es tan «progresiva» como la adquisición del lenguaje en los homínidos, aunque estemos tentados de contemplarla como una «degeneración». A efectos de eficacia biológica, la simplificación puede ser tan ventajosa como la complicación. Esto puede ser una fuente de confusión incluso para los iniciados. Recuerdo que, en un curso de doctorado sobre evolución, un estudiante preguntó por qué la selección natural no nos había penalizado por nuestra incapacidad de sintetizar vitamina C y nuestra dependencia obligada de alimentos que la contengan, lo cual parece una obvia desventaja adaptativa. Yo también me había hecho esa misma pregunta antes, pero para entonces ya tenía clara la respuesta a esta aparente paradoja, y es que la supresión de la síntesis de un producto obtenible de la dieta supone un ahorro metabólico que puede ser premiado por la selección natural. Esto no es tan difícil de entender, pero nos sigue costando interpretar la pérdida de una función como una «mejora».

Ahora bien, si la evolución no tiene rumbo, todo progreso es relativo y no hay ningún motivo por el que la selección natural deba privilegiar el incremento de complejidad, ¿cómo se explica, entonces, la evolución de organismos pluricelulares complejos? Si antes nos preguntábamos por qué sigue habiendo bacterias, ahora la pregunta es: ¿por qué hay algo más que bacterias? A fin de cuentas, como le gusta decir a mi maestro y amigo Jorge Wagensberg, es innegable que entre una bacteria y Shakespeare ha ocurrido algo. ¿No podríamos tener una biosfera enteramente procariota (como seguramente ha ocurrido durante la mayor parte de la historia de la vida en la Tierra)? Este libro intenta explicar por qué la evolución ha acabado dando poetas a partir de un remoto y humilde comienzo unicelular.

La idea de una evolución progresiva cuya culminación es la vida inteligente inspira hoy tanta aversión entre los biólogos que la misma palabra «progreso» se ha convertido en una suerte de tabú cuya sola mención genera incomodidad. Algunos autores llegan a rechazar incluso la idea de un progreso relativo, al menos a la escala macroevolutiva. Siguiendo la estela de Stephen Jay Gould, el más antidarwinista de los darwinistas, explican la evolución de la

complejidad biológica en general, y de la inteligencia humana en particular, como producto de la pura contingencia histórica. Así, por tomar prestada una de las metáforas favoritas de Gould, si volviéramos a proyectar la película de la evolución de la vida en la Tierra desde el principio, la historia sería muy diferente, y hasta puede que nunca surgiera nada parecido a los animales y plantas que conocemos, y mucho menos una forma de vida inteligente. Una vez más, nuestra existencia se explica por un «milagro» improbable.

La no direccionalidad de la selección natural fue presentada a menudo por Gould como una virtud de la teoría darwiniana. Pero lo cierto es que el propio Darwin no lo veía así. Para él, la imposibilidad de dar cuenta del incremento progresivo de complejidad desde las formas de vida más simples hasta las más complejas era una fastidiosa carencia de su teoría. Consciente de que el mecanismo de la selección natural sin más no podía proporcionar una explicación plenamente satisfactoria del incremento evolutivo de la complejidad organísmica, Darwin quiso buscarla en un mecanismo accesorio: la coevolución de depredadores y presas (lo que en la literatura sobre el terna se conoce como «carrera de armamentos»).

En este libro adoptaré la estrategia de Darwin, pero propondré otro mecanismo accesorio más general y poderoso como motor del incremento evolutivo de complejidad: la anticipación a los cambios impredecibles del entorno. Siguiendo a Peter Medawar, quien definió la ciencia como el arte de lo resoluble (o, dicho de otra manera, el arte de plantear buenas preguntas), evitaré perder tiempo en intentar definir con precisión conceptos tan evasivos como «complejidad» o «progreso», y recurriré a una noción menos ambigua y más fructífera: la independencia de la incertidumbre del entorno. Además de prestarse a la formalización lógica, éste es un concepto fácil de ligar con la plasticidad fenotípica (fisiológica y comportamental), una componente principal de la adaptabilidad de los organismos pluricelulares complejos, clave para la superación de las crisis ecosistémicas y la persistencia de las especies a largo plazo.

Además de la incertidumbre del entorno, la otra adición teórica que introduciré es la irreversibilidad. Éste es un aspecto apenas contemplado por la teoría evolutiva al uso, pero que tendrá un papel clave en el modelo que voy a proponer. Y es que a menudo las especies, empujadas por presiones selectivas que las obligan a hacerse más eficientes, se adentran por vías evolutivas sin retorno (como el incremento de tamaño, el alargamiento del ciclo vital o la reducción de la tasa de natalidad). Cuando, por alguna causa externa o interna, la biosfera entra en crisis, a menudo la única solución para no

extinguirse es una huida hacia delante. Las especies de vida larga, cuyas generaciones se suceden más lentamente y, en consecuencia, tienen más inercia evolutiva, deben suplementar la adaptabilidad puramente darwiniana (basada en la mutabilidad genotípica y, en las especies sexuales, la recombinación genética) con la adaptabilidad aportada por mecanismos no darwinianos como la plasticidad fenotípica, es decir, la capacidad de modificar la fisiología, la anatomía o el comportamiento en función de los requerimientos del medio. Los cerebros capaces de aprender y los sistemas inmunitarios son ejemplos obvios de adaptabilidad no darwiniana. Como veremos, el incremento evolutivo de la complejidad biológica es resultado de la oposición entre la adaptación optimizadora de la eficiencia y la adaptabilidad independizadora de la incertidumbre del entorno, junto con las fluctuaciones periódicas catastróficas (a la escala del tiempo geológico) que provocan la extinción en masa de los especialistas (cuya ganancia de eficiencia a corto plazo compromete su persistencia a largo plazo) y la reconstrucción de los ecosistemas mayormente a partir de especies que han apostado más por la adaptabilidad.

El progreso de la ciencia se basa a menudo en el ejercicio edípico del asesinato de los padres intelectuales. Pero, de entre los más grandes científicos de todos los tiempos, seguramente es Darwin quien ha tenido más hijos con vocación parricida, a juzgar por las críticas al darwinismo ortodoxo que han menudeado desde diversos frentes en los últimos tiempos. No dejaremos de repasar las «herejías» que más han dado que hablar, tanto por su interés intrínseco como por lo que puedan aportar al problema de la evolución de la complejidad biológica. Una mención especial en este apartado merece la teoría simbiogenética de Lynn Margulis, sin duda la bióloga más importante del siglo XX. Margulis viajaba a menudo a Barcelona, y siempre me había parecido una personalidad fascinante. Tuve la fortuna y el honor de poder conocerla personalmente a raíz del encargo de traducir los dos libros escritos junto con su hijo Dorion Sagan, *¿Qué es la vida?* y *¿Qué es el sexo?*, publicados por Tusquets en esta misma colección, y a partir de entonces mantuve con ella una relación muy cordial (no exenta de una amable discrepancia). La noticia de su repentino e inesperado fallecimiento, justo cuando yo comenzaba a escribir este libro, nos sacudió a todos los que la conocíamos. Su encendida crítica del individualismo estricto del darwinismo clásico y su énfasis en la cooperación por encima de la competencia soliviantaron a muchos, pero pienso que este cambio de enfoque es esencial para comprender los niveles de organización de la materia viva y la evolución de los organismos pluricelulares complejos.

La desaparición de Lynn Margulis deja un gran vacío, pero sus ideas han inspirado buena parte del núcleo argumental de este libro. En lo que Margulis se equivocó fue en querer llevar su teoría mucho más lejos de lo debido. Por mi parte, me guardaré mucho de caer en el extendido vicio científico de echar a perder una buena idea a base de pretender convertirla en una teoría de todo que, por querer abarcar demasiado, acaba por no explicar nada. Aunque la independencia de la incertidumbre del entorno es la idea vertebradora de este libro, no pretendo presentarla como un principio evolutivo universal que viene a reemplazar la selección natural clásica (y que, por eso mismo, sería igualmente incapaz de explicar qué ha pasado desde las células primigenias hasta Shakespeare). Pero sí estableceré una distinción entre dos regímenes de selección natural: uno «clásico», que se rige por la eficiencia, en el que las especies se adaptan lenta y gradualmente a cambios igualmente lentos y graduales del entorno, y otro «no clásico», que se rige por la independencia de la incertidumbre, en el que las especies *anticipan* las fluctuaciones imprevisibles del entorno. Si la microevolución se rige por la selección individual en función del éxito reproductivo diferencial basado en la eficacia biológica, la macroevolución se rige por la selección de especies en función de la extinción diferencial basada en la independencia de la incertidumbre del entorno.

Este libro no pretende ser otro intento de asesinato de Darwin (que por fuerza sería fallido). Bien al contrario, mi argumentación es de carácter esencialmente seleccionista y adaptacionista (aunque, eso sí, con un énfasis en la adaptabilidad por encima de la adaptación). Pero yo tampoco me libro de llevar un Edipo dentro. Mis víctimas propiciatorias aquí serán mis dos padres intelectuales en el campo de la evolución (aparte del propio Darwin): Stephen Jay Gould y Richard Dawkins. Mi relación con ellos siempre ha sido de amor-odio, una mezcla de admiración y rechazo. Gould, el antiadaptacionista, fue quien me enseñó a aplicar correctamente el pensamiento adaptacionista, a través de la lectura de sus deliciosos artículos en *Natural History Magazine* (en particular los de la primera época, desde finales de los setenta hasta principios de los ochenta), que considero pequeñas obras maestras de la divulgación científica. Esta admiración inicial por Gould acrecentó la decepción que me causaron sus últimos escritos, en particular *Full House* (traducido al castellano como *La grandeza de la vida*). En este libro, Gould compara la evolución con el paseo aleatorio de un borracho que avanza dando tumbos por la acera, unas veces alejándose de la pared lateral (que representa el límite inferior de complejidad) y otras acercándose a ella, sin ninguna pauta

discernible más allá del puro azar. En su afán de rebajar la relevancia de la selección natural para la evolución a gran escala, Gould renuncia (de muy buena gana, a diferencia de Monod) a seguir haciendo ciencia, y atribuye el incremento evolutivo de la complejidad biológica y la aparición de la vida inteligente a un capricho irrepetible del destino.

Dawkins, en cambio, nunca ha sido santo de mi devoción, por mucho que reconozca su talento como escritor y haya disfrutado de la lectura de libros como *El relojero ciego*. Pero lo cierto es que, en el aspecto estrictamente científico, estoy menos en desacuerdo con él que con Gould. Aun así, su libro más influyente, *El gen egoísta*, me pareció intolerablemente cargado de ideología. Las metáforas son útiles para facilitar la comunicación de ideas científicas, desde luego, pero su carga ideológica puede oscurecer la comprensión de ciertos fenómenos. Es el caso de la metáfora del gen egoísta, que atribuye un individualismo radical a los actores del drama evolutivo. En rigor, dicho «egoísmo» debería ceñirse a los genes (la unidad de selección en el sistema de Dawkins), pero con demasiada ligereza se traslada a los portadores de dichos genes. Desde esta perspectiva, fenómenos como la cooperación o el altruismo se convierten en una paradoja evolutiva. La comprensión de los saltos evolutivos por encima del nivel de organización unicelular, desde las simples colonias hasta los superorganismos, requiere una revisión profunda de uno de los pilares del darwinismo: el individuo (gen, célula u organismo) como unidad de selección. En este libro propondré una nueva concepción de la individualidad darwiniana, compatible con la integración de los individuos en asociaciones cooperativas susceptibles de ser favorecidas por la selección natural. Y, por supuesto, veremos que la evolución de individualidades de alto nivel tiene que ver, una vez más, con la independización de la incertidumbre del entorno.

Dawkins y Gould han protagonizado uno de los duelos intelectuales más encarnizados y sonados del pasado siglo XX en el ámbito de la teoría evolutiva, llegando incluso a la descalificación personal mutua. Pero había algo en lo que estos dos máximos representantes de los polos más opuestos del darwinismo estaban de acuerdo. En la metáfora de Dawkins, el Gran Relojero de William Paley (1743-1805), el artífice divino de los primorosos diseños organísmicos es reemplazado por un relojero ciego, carente de cualquier visión de futuro y por ende, de propósito. En la metáfora de Gould, el relojero, además de ciego, está completamente borracho. En cualquier caso, lo que ambos quieren comunicar es que el curso de la evolución es errático y sin rumbo. Puede que Dawkins, a diferencia de

Gould, no tenga inconveniente en aceptar la idea de un progreso relativo y local, producto de una selección natural optimizadora de la eficacia biológica, pero es tan reacio como Gould a la idea de una evolución cuyo punto omega es la vida inteligente. Lo que me propongo demostrar en este libro es que, aunque es cierto que el relojero ebrio avanza dando tumbos de un lado a otro, no camina sobre una acera perfectamente horizontal, sino sobre un plano inclinado que lo hace alejarse cada vez más de la pared de complejidad mínima.

Para muchos evolucionistas, el sexo es el problema de los problemas, y a esa cuestión he dedicado mis dos libros anteriores. Pero, parafraseando a Woody Allen, la inteligencia es mi segundo problema evolutivo favorito. En realidad, sexo e inteligencia están estrechamente relacionados, porque representan soluciones a un mismo reto evolutivo: cómo hacer frente a un entorno impredecible. Ambos son mecanismos que proporcionan adaptabilidad suplementaria. El sexo es el primer peldaño de una escalera ascendente de independización de la incertidumbre del entorno, y la inteligencia es el último.

1
Los tres pilares del pensamiento darwinista

El darwinismo ha venido siendo objeto de ataques externos desde la publicación de *El origen de las especies* (1859) hasta el día de hoy, y desde muchos frentes (desde el fundamentalismo religioso hasta la ecoizquierda radical). No perderé el tiempo en contestar aquí a los argumentos antievolucionistas (como el «diseño inteligente», un fósil viviente filosófico reavivado por los creacionistas norteamericanos, ya rebatido en su momento por el propio Darwin). La realidad de la evolución está más allá de toda duda razonable (lo cual, por supuesto, siempre deja cierto margen para la duda irrazonable). Pero una cosa es la evolución (que no es una teoría, como dicen los creacionistas, sino un hecho) y otra la teoría de la evolución (que es una explicación del hecho evolutivo). Sin llegar a negar el hecho de la evolución, muchos se resisten a aceptar el mecanismo de la selección natural propuesto por Darwin. Tampoco perderé mucho tiempo en contestar a las objeciones de científicos de otras disciplinas que, con un exceso de arrogancia y un déficit de comprensión, se permiten dar lecciones a los biólogos (eso ya lo han hecho otros en numerosos libros y artículos populares, así que me limitaré a revisar más adelante las más citadas, por hacer algo de pedagogía).

A partir de los años setenta, sin embargo, la teoría darwiniana también ha venido siendo objeto de un turbulento debate interno. Esto no significa que estemos asistiendo a un cambio de paradigma. El darwinismo no sólo goza de muy buena salud, sino que, tal como yo lo veo, ha salido reforzado del debate, y no hay perspectivas de que vaya a ser sustituido por otra teoría evolutiva radicalmente distinta en el futuro. No obstante, las críticas internas (a diferencia de las externas) son interesantes y merecen ser tenidas en cuenta. Además, la controversia sobre los fundamentos del darwinismo es altamente relevante para el tema de este libro. Dedicaré, pues, este capítulo y los que siguen a examinar con detenimiento las objeciones principales a la versión estándar de la teoría darwiniana.

El pensamiento darwinista se asienta sobre tres pilares

fundamentales: el adaptacionismo, el gradualismo y el individualismo. Los tres han sido objeto de ataques que los han hecho tambalearse, y en algún caso han obligado a una reconstrucción, al menos parcial, de la estructura teórica. Pero antes de pasar a las críticas, conviene revisar los fundamentos del darwinismo (o su versión moderna, el neodarwinismo).

Selección natural

El mecanismo de la selección natural propuesto por Darwin para explicar la evolución biológica se basa en tres premisas: (1) la existencia de variación fenotípica entre los miembros de una población de la misma especie en lo que respecta a sus aptitudes para sobrevivir y reproducirse en un entorno dado, (2) la heredabilidad de dicha variación (en otras palabras, la variación fenotípica observable viene determinada por una variación genotípica inobservable), y (3) la inevitable competencia por los recursos disponibles debido a la reproducción continuada (la «lucha por la vida», que no necesariamente implica una lucha encarnizada de todos contra todos por dejar más descendientes que el vecino, sino, simplemente, que ciertos individuos hacen un uso más eficiente de los recursos o son más competentes a la hora de obtenerlos y transformarlos en descendencia viable). De estas tres premisas se sigue que la distribución de fenotipos (y, por ende, de genotipos) cambiará en el transcurso de las generaciones. Eso, y no otra cosa, es lo que se entiende por evolución darwiniana. El cambio evolutivo será hacia fenotipos cada vez más exitosos en términos de descendencia efectiva, viniendo determinado dicho éxito reproductivo por aptitudes heredables. Este proceso «algorítmico», como lo ha descrito el filósofo Daniel Dennett[1], se basa en que siempre habrá algún recurso limitante del que depende la supervivencia y la reproducción exitosa de los organismos, lo que se traduce en una competencia directa o indirecta entre los miembros de la población por dicho recurso (que puede ser alimento, cobijo, parejas sexuales, etcétera). Los rasgos fenotípicos pueden afectar a la competitividad de los organismos y, por ende, a su eficacia biológica a la hora de sobrevivir y reproducirse. La variación fenotípica es la materia prima de la selección natural, y el producto final es la adaptación al entorno local.

Por encima de todo, Darwin fue un excepcional naturalista (como también lo era el codescubridor de la teoría, Alfred Russel Wallace, lo cual seguramente no es casualidad). Sólo un naturalista con una gran capacidad de observación, generalización y síntesis de numerosas

observaciones propias y ajenas podía haber concebido una teoría tan general, sencilla y robusta sobre el proceso evolutivo como la teoría de la selección natural. La variación individual, el parecido entre padres e hijos y la lucha por la vida son hechos apreciables por observadores de campo (sean naturalistas, cazadores-recolectores o ganaderos), no por quienes apenas salen del laboratorio o el despacho para entrar en contacto con la naturaleza.

Si el estudio de la variación genética poblacional es necesario para entender la transmisión de caracteres heredables entre generaciones, y los estudios epigenéticos son necesarios para comprender la producción de la variación fenotípica seleccionable, la ecología describe cómo opera la selección sobre los fenotipos en su entorno físico, biológico y social. Darwin fue, esencialmente, un ecólogo (antes de que existiera esta palabra). La biología del desarrollo, la genética y la ecología son las tres disciplinas fundamentales que se corresponden con las tres premisas básicas de la teoría de la selección natural. Es imposible aplicar el razonamiento adaptacionista sin hacer ecología. Todos los organismos están involucrados en una complejísima trama de interacciones con su entorno físico y biótico, lo que determina una acción continuada, aunque más o menos intensa, de la selección natural[2]. Así, la aparente invariancia de los fenotipos a escala geológica (una cuestión sobre la que volveremos más adelante) es consecuencia de procesos de selección que operan sobre todos los rasgos funcionalmente relevantes (y no de la ausencia de selección, como han querido ver algunos paleontólogos)[3]. Una descripción completa de los procesos evolutivos requiere una perspectiva ecológica que tenga en cuenta la complejidad de las interacciones entre fenotipo y entorno.

Gradualismo

El darwinismo no puede entenderse como un sistema deductivo con unos cuantos axiomas y un puñado de consecuencias lógicas, como una demostración matemática. Pero tampoco es un conjunto de bloques separados, cada uno de los cuales puede demolerse sin afectar al resto. El gradualismo quizás haya sido el aspecto más cuestionado y menos comprendido del darwinismo. Y, sin embargo, puede que el carácter gradual del cambio evolutivo represente la convicción más central y omnipresente en el pensamiento de Darwin. De hecho, formó parte de su bagaje intelectual antes que la selección natural. Algunos han atribuido esta fijación gradualista de Darwin a la influencia de su mentor y gurú científico, el geólogo Charles Lyell. Pero, como

argumentaré a continuación, el gradualismo darwiniano no es una simple extrapolación a la biología del estilo de pensamiento geológico de la época, un añadido prescindible sin el cual el entramado teórico del darwinismo clásico puede sostenerse igualmente, sino que es esencial para dotar a la selección natural de la capacidad de crear diseños organísmicos.

Para empezar, el gradualismo afirma la continuidad histórica entre ancestro y descendiente. Las especies no surgen de golpe como creaciones *ex nihilo*, sino que se diferencian gradualmente unas de otras. La idea de la descendencia con modificación (por emplear la expresión de Darwin) implica la continuidad filogenética entre cualquier habitante actual del planeta y las primeras protocélulas. Pero esto sólo es una afirmación de que la evolución ha tenido lugar; no nos dice nada sobre *cómo* procede.

Vayamos, pues, a la fuente del poder creador de la selección natural. El postulado gradualista establece que, para ir de un estado A a otro B significativamente distinto, el proceso evolutivo debe pasar por una larga secuencia de pasos intermedios imperceptibles. Esto es esencial porque, en el sistema de Darwin, cualquier cambio apreciable apartaría al organismo de su estado de adaptación óptima. En analogía con los cambios de estado de la termodinámica clásica, que son procesos reversibles donde el sistema recorre una sucesión de estados de equilibrio mediante pasos infinitesimales, el cambio evolutivo darwiniano procede a través de una sucesión de estados adaptados, mediante modificaciones infinitesimales que siguen el cambio igualmente gradual de las condiciones ambientales.

El inquebrantable, incluso beligerante, compromiso de Darwin con el gradualismo ha sido atribuido por Gould y otros a su atracción por la identificación lyelliana del gradualismo con la racionalidad misma, y al atractivo cultural del gradualismo en el cénit de la expansión industrial y territorial del Imperio británico[4]. Pero a mí me parece que hay una razón puramente científica de esta adhesión incondicional de Darwin al gradualismo. La teoría darwiniana de la evolución es una teoría de presupuestos mínimos. Difícilmente puede encontrarse otra teoría científica que explique tanto con tan poco. A menudo se ha señalado que Darwin no disponía de una teoría de la herencia, pero una carencia no menos relevante es la de una teoría de la morfogénesis. Sin ella, todo el peso de la responsabilidad del cambio morfológico debía recaer en la selección natural. El gradualismo permite que la selección natural pueda construir nuevos diseños adaptativos a partir del «ruido» morfogenético (las pequeñas desviaciones aleatorias del plan corporal), sin que se requiera ningún

conocimiento detallado de la dinámica morfogenética subyacente. Una variación a saltos que introdujese discontinuidades morfológicas podría proporcionar el poder creador necesario para la remodelación evolutiva de los diseños organísmicos, pero, sin ninguna teoría morfogenética en la que sustentar esta idea, la creatividad del proceso evolutivo debe residir en la acumulación de cambios insignificantes, producto del puro azar, hasta dar algo sustancial, y el agente de este cambio acumulado es la selección natural.

La genética contribuyó a rescatar la teoría darwiniana del ostracismo en el primer tercio del siglo XX, una vez que se comprobó que la herencia mendeliana era compatible con el cambio gradual. Las brillantes mentes de Ronald Fisher, J. B. S. Haldane y Sewall Wright, los padres de la genética de poblaciones, se aplicaron en demostrar matemáticamente que el carácter discreto de los genes no estaba reñido con el gradualismo darwiniano. A lo largo de las décadas subsiguientes, naturalistas como Ernst Mayr y Julian Huxley, y paleontólogos como George G. Simpson, se adhirieron a la escuela del genetista Theodosius Dobzhansky para promover lo que se dio en llamar la síntesis moderna del darwinismo y la genética (es decir, el neodarwinismo). Sin embargo, las contribuciones de embriólogos y epigenetistas a esta síntesis fueron mínimas. Como el darwinismo clásico, el neodarwinismo carecía de una teoría de la morfogénesis. Esta carencia sólo comenzó a remediarse a partir del último tercio del siglo XX.

Individualismo

La deuda intelectual de Darwin con Malthus ha sido sobradamente reconocida, aunque sólo sea porque el propio Darwin la expresó de manera explícita. Pero si Darwin necesitó de Malthus para captar el papel central de la lucha por la existencia, también se inspiró en la escuela afín del economista Adam Smith, el principal teórico del *laissez faire*, para formular el principio aún más fundamental de la selección natural misma. De hecho, Stephen Jay Gould llegó a afirmar que la selección natural es esencialmente la economía de Adam Smith extrapolada a la naturaleza[5]. El argumento primario del *laissez faire* se basa en una paradoja. Podría suponerse que la mejor vía hacia una economía óptimamente ordenada debería ser producto de un análisis a cargo de una comisión de los principales expertos, con plenos poderes para promulgar leyes que hagan posible la puesta en práctica de sus recomendaciones racionales. Adam Smith, por el contrario, argumentó que la mejor vía es la opuesta: los legisladores y gobernantes deberían

hacerse a un lado y dejar que cada individuo busque su beneficio personal sin ninguna traba (una estrategia que parecería conducir inexorablemente al caos y el desorden). Al permitir que el mecanismo de la lucha individual por el éxito proceda libremente, los más eficientes eliminan a los menos capaces e instauran un equilibrio dinámico. El beneficio para la sociedad es una economía óptimamente ordenada y próspera (edificada sobre una montaña de negocios muertos). El mecanismo funciona mediante la lucha desenfrenada entre los individuos por la recompensa personal.

La teoría de la selección natural se apropia de esta estructura explicativa y aplica el mismo esquema causal a la naturaleza. Los organismos individuales involucrados en la «lucha por la vida» se comportan como el análogo de empresas en competencia, con el éxito reproductivo como análogo del éxito financiero. Continuando con la analogía, la competencia entre las empresas es el único proceso causal en marcha, sin ninguna ley explícita que imponga el buen diseño por decreto. Es más, esta causa actúa a bajo nivel, y sólo para beneficio de las empresas individuales. El buen diseño y el equilibrio general son un efecto colateral de la competencia individual. Adam Smith habló de una «mano invisible», lo que en los términos de la teoría de la complejidad podría traducirse como que el orden colectivo surge como un efecto de causación ascendente a partir de la lucha individual.

En el sistema darwiniano, la selección natural se efectúa a través de la lucha de los organismos individuales por el éxito reproductivo. La elección del nivel organísmico por parte de Darwin y su restricción de la causalidad evolutiva a este único nivel es central para la lógica de una argumentación que reduce lo que antes se veía como una «prueba» de la benevolencia divina a un epifenómeno derivado de procesos causales a un nivel inferior, que obedecen a razones que nada tienen que ver con la armonía universal.

Sólo dos principios (la actuación de la selección sobre los organismos en competencia como agentes activos, y la creatividad de la selección en la construcción del cambio adaptativo) bastan para validar la teoría en su expresión observacional microevolutiva. Darwin degradó la sede de la agencia al nivel más bajo que la ciencia de su época podía manejar de manera operativa y comprobable: el organismo. (En tiempos de Darwin, la ignorancia del mecanismo de la herencia excluía la posibilidad de cualquier reducción ulterior, cosa que sí hicieron George Williams y Richard Dawkins un siglo más tarde, al trasladar la agencia de los organismos a los genes, como más adelante veremos). Darwin no sólo captó con toda claridad algo que la

mayoría de sus contemporáneos nunca entendió (que la cuestión de la agencia, o la unidad de selección, está en el centro de la causación evolutiva), sino que proporcionó las premisas centrales y la lógica del proceso evolutivo: la selección natural opera única y exclusivamente sobre los *organismos*, enfrascados en una lucha por el éxito individual, medido por la producción diferencial de descendencia efectiva. La selección se ejerce sobre los individuos, no sobre ninguna colectividad de orden superior. El trabajo de la selección sólo beneficia directamente a los individuos, no a la especie ni a ninguna armonía colectiva que pueda encarnar la intención benevolente de Dios (algo que muchos quieren seguir viendo ahora en Gaia). Paradójicamente, a través de la acción de la mano invisible de Adam Smith, tal «armonía superior» puede surgir como resultado epifenoménico de un proceso nada sublime: la lucha de los organismos por el éxito individual.

Así pues, la teoría de Darwin presenta, como apuntalamiento primario de su radicalidad filosófica, una «reducción» de los fenómenos evolutivos a gran escala a un único nivel causal básico, accesible a la observación directa y la manipulación experimental: la lucha entre los individuos por la supervivencia y la reproducción. Los darwinistas ortodoxos reconocen a menudo el carácter jerárquico del mundo vivo de manera puramente descriptiva. Pero el darwinismo pretende explicar todos los niveles del proceso evolutivo a partir de un único nivel causal inferior: la selección individual. El darwinismo es una teoría de un solo nivel para explicar la riqueza jerárquica de la naturaleza. La principal crítica contemporánea, que aboga por una jerarquía de niveles de causalidad, arremete, por lo tanto, contra uno de los pilares del sistema de Darwin.

Falacias recurrentes

A lo largo de las últimas décadas han menudeado los anuncios a bombo y platillo de que el darwinismo ha sido desmantelado y enterrado definitivamente por un grupo de científicos disidentes que incluye a Stephen Jay Gould, Lynn Margulis o Brian Goodwin, entre otros. Las propuestas que cuestionan la ortodoxia darwinista van desde los «monstruos esperanzados» de Goldschmidt [6] hasta la Gaia de Lovelock [7], pasando por el equilibrio puntuado de Eldredge [8], el «orden gratuito» de Kauffman [9], las ligaduras morfogenéticas de Goodwin [10] o la simbiogénesis de Margulis [11].

Darwin describió inicialmente su idea como «la preservación de las razas favorecidas en la lucha por la vida», tal como aparece en el título de su inmortal obra. Con el término «razas» quería referirse a las

variantes individuales dentro de una población reproductivamente compatible, cuya frecuencia aumentaba gracias a la posesión de rasgos y características conducentes a un mayor éxito reproductivo en una coyuntura evolutiva concreta. Más tarde hizo suyo el conocido lema de la «supervivencia del más apto», que en realidad no es de Darwin, sino del filósofo británico Herbert Spencer, quien había construido toda una filosofía sobre la base del progreso inevitable de los seres vivos y las sociedades humanas hacia una perfección creciente, mediante la eliminación selectiva de los peor dotados. El hecho de que Darwin adoptara el lema spenceriano suscitó una de las críticas recurrentes contra el darwinismo por parte de filósofos y, también, algunos científicos despistados. El argumento, en esencia, es que el concepto de supervivencia del más apto es una tautología, un argumento circular que siempre es verdadero por definición, y por lo tanto científicamente vacuo. Lo que viene a decir es que, por un lado, la aptitud se define por la supervivencia presente y, por otro, la supervivencia presente viene definida por la aptitud. En otras palabras, la definición spenceriana de la selección natural es, en términos lógicos, una pescadilla que se muerde la cola[12].

Pero esta crítica se deriva de una comprensión deficiente tanto del sentido de la teoría como de la propia expresión «supervivencia del más apto». Para Darwin, la supervivencia se refiere a la preservación de los rasgos heredables que afectan al éxito reproductivo. No es la aptitud en abstracto lo que se perpetúa, sino los rasgos que contribuyen a mejorar la competitividad individual en un contexto de recursos limitados[13]. Ser «apto» o no serlo es algo que viene dado por propiedades heredables concretas en un espacio y tiempo concretos. Dichas propiedades existen en los organismos porque en el pasado contribuyeron al éxito reproductivo de sus ancestros. Y, normalmente, lo que determinó el éxito en la generación previa sigue determinándolo en la siguiente, siempre que las condiciones no varíen, lo que conduce a la «supervivencia» evolutiva de los rasgos adaptativos. El enunciado «supervivencia del más apto» significa que las capacidades heredables explican la aptitud, y la aptitud explica las capacidades heredables, pero no es un argumento circular, porque la aptitud presente depende de las capacidades heredables, que en sus frecuencias presentes resultan de diferencias de aptitud en el pasado. Los rasgos que determinan la aptitud presente son un legado del pasado. En otras palabras, hay un lapso temporal entre lo que determina la aptitud presente (que viene del pasado) y la supervivencia presente. La existencia de una adaptación concreta en un organismo no se explica por sus efectos sobre la aptitud presente,

sino que los organismos poseen rasgos adaptativos por los efectos de dichos rasgos en la aptitud de sus ancestros (suponiendo que el entorno no cambie). Este corte temporal elimina cualquier circularidad lógica[14].

Otro argumento antidarwinista clásico aireado por filósofos y científicos ajenos a la biología denota una gran incomprensión del mecanismo darwiniano, derivada a su vez de un razonamiento probabilístico erróneo. Una presentación metafórica harto conocida de este argumento es la del mono que aporrea un teclado: pretender que las refinadas adaptaciones de los organismos a su modo de vida son producto de la mera selección de variantes generadas por puro azar es como esperar que un mono que se dedique a aporrear un teclado durante un tiempo lo bastante largo acabe por escribir *El origen de las especies*. Otra ilustración análoga no menos citada, atribuida al cosmólogo Fred Hoyle (más conocido por sus exabruptos contra el darwinismo y la hipótesis del *Big Bang* que por su obra científica), es la imagen de un Boeing 747 que surge espontáneamente como consecuencia del paso de un tornado por un hangar lleno de chatarra. Las metáforas varían, pero la idea es la misma: es del todo improbable que un proceso tan dependiente de que las variantes apropiadas surjan al azar pueda construir la complejidad morfológica y funcional de los diseños orgánicos que observamos en el mundo vivo.

Por supuesto, componer *El origen de las especies* a base de palos de ciego aleatorios sobre un teclado es improbable, pero no es así como funciona la evolución darwiniana. El único elemento aleatorio en el mecanismo propuesto por Darwin es la generación de la variación que alimenta la selección natural. El resultado de la selección no es aleatorio en absoluto, sino que viene determinado por el entorno ecológico de los organismos, cuya competencia exacerbada favorece la más mínima mejora. Al cabo de muchas generaciones, la acumulación de estos cambios mínimos puede dar lugar a adaptaciones tan asombrosas como el ojo de los vertebrados, el sonar de los murciélagos o el lenguaje humano. Entender cómo pueden evolucionar tales cosas no es tan difícil: basta con ver que cada mejora, aunque sea mínima, lo es respecto de lo ya obtenido en las generaciones previas, de manera que el cambio acumulativo progresa en la dirección dictada por las presiones selectivas. La variación es contingente, sí, pero la selección la encauza por vías adaptativas.

La dificultad de apreciar la inmensidad del tiempo evolutivo ha sido otra fuente de reticencias hacia la teoría darwiniana. Hay que tener en cuenta que el número de generaciones de cualquier forma de vida que caben en un millón de años (un periodo relativamente corto

a escala geológica) es muy grande. Incluso en el caso de los organismos más longevos, estamos hablando de decenas de miles de generaciones. El argumento de la improbabilidad estadística de todo el proceso evolutivo ya fue rebatido hace tiempo por el gran genetista y estadístico Ronald Fisher, quien calculó que las posibilidades de que un hombre que hubiera vivido en tiempos del rey Salomón tuviera un descendiente directo en la población humana actual eran ínfimas, apenas una entre 10^{44}. Pero el caso es que este hecho tan improbable para los contemporáneos del rey Salomón se ha dado, ya que toda persona viva tiene algún ascendiente de aquella época (por no decir desde el origen mismo de la vida). Todos tenemos un padre, que a su vez tuvo un padre, y así podríamos retrotraernos hasta las primeras protocélulas[15]. Lo que Fisher quería significar es que la improbabilidad de los resultados evolutivos cuando se contemplan en retrospectiva no debe llamarnos a engaño. La evolución molecular dispuso de más de mil millones de años para hacer experimentos alquímicos con billones de moléculas en una gran variedad de condiciones, lo que permitió la ocurrencia de combinaciones altamente improbables *a priori*, que en última instancia posibilitaron la vida. Y una vez que el algoritmo de la selección natural se puso en marcha, la acumulación de mejoras heredables permitió que la evolución se acelerara.

Hemos examinado brevemente dos críticas recurrentes que son producto de una comprensión defectuosa de la teoría darwiniana y, por ende, inofensivas (al menos en el ámbito científico). En los capítulos que siguen examinaremos otros argumentos críticos con más enjundia, que han suscitado debates internos más interesantes desde el punto de vista teórico. Pero no quisiera dar por terminado este capítulo introductorio sin incluir una reflexión sobre la componente ideológica de las discusiones científicas (especialmente relevante en el caso del debate evolucionista). Aunque soy de los que creen firmemente en la objetividad de la ciencia, tengo bastantes más dudas en lo que respecta a la objetividad de los científicos. El debate científico es tanto más proclive a la politización cuanto más de cerca afecta a nuestra concepción del ser humano, nuestros estereotipos, convicciones y valores. Las teorías de la física difícilmente suscitan conflictos ideológicos (aunque no siempre ha sido así, y si no que se lo digan a Galileo). En cambio, en el ámbito de la biología, la antropología o la psicología no es raro que los argumentos ideológicos se entremezclen y confundan con los científicos. En la controversia darwinista en particular, ambos bandos, el «heterodoxo» y el «ortodoxo», suelen acusarse mutuamente de dejarse llevar por

prejuicios ideológicos que condicionan y sesgan su pensamiento científico. Tanto es así que a veces los argumentos ideológicos y *ad hominem* parecen tener más peso que los científicos (sobre todo en las presentaciones para el gran público y las declaraciones ante la prensa).

Aparte de la divulgación científica sensacionalista, el mensaje «antidarwinista» suele ser bien recibido por cierta intelectualidad izquierdosa biempensante y cienciofóbica, quizá porque los «heterodoxos» suelen presentarse a sí mismos como la alternativa progresista frente a los reaccionarios que se aferran al seleccionismo adaptacionista, y acusan al otro bando de dar argumentos a los ideólogos de derechas (aunque los creacionistas norteamericanos también se han apropiado del discurso de Gould y compañía, convenientemente tergiversado, para verter porquería sobre la teoría de la evolución). Es verdad que Dawkins se ha convertido en un nuevo Spencer para los ultraliberales estadounidenses, que interpretan su discurso del egoísmo genético como una versión actualizada del darwinismo social. Pero lo cierto es que los científicos de izquierdas no son menos proclives que los de derechas a poner su ciencia al servicio de su ideología[16]. Un ejemplo es el propio Gould, y todavía más su colega Richard Lewontin[17]. Por otra parte, no puede decirse que el bando «conservador» del evolucionismo esté integrado en su mayoría por científicos de orientación derechista, ni mucho menos, como a veces parecen querer dar a entender los de la otra parte. Para empezar, Alfred Russel Wallace, codescubridor de la selección natural, fue un izquierdista radical para su época, y el genetista J. B. S. Haldane, uno de los padres del neodarwinismo, era un marxista militante, igual que el gran biólogo teórico John Maynard Smith o el sociobiólogo Robert Trivers (uno de los pocos blancos que fue aceptado como miembro de los Panteras Negras en los años setenta)[18].

El (neo)darwinismo «ortodoxo» es una teoría con la que comulgan investigadores de todas las tendencias ideológicas. No puede ser de otra manera, porque estamos hablando de una teoría científica y no de un credo ideológico. El ideario de cada cual debería ser irrelevante para las discusiones científicas, y por mi parte me guardaré de esgrimir compromisos y prejuicios ideológicos como argumento o contraargumento. Con demasiada frecuencia, los participantes en el debate evolucionista han optado por el recurso fácil de apelar a los prejuicios ideológicos del oponente para menoscabar la credibilidad en su juicio objetivo. Conocer las motivaciones ideológicas profundas de los críticos para sentirse incómodos con algún aspecto fundamental

de la versión estándar del darwinismo (ya sea el adaptacionismo, el gradualismo o el individualismo) puede ayudarnos a entender su postura, pero lo que cuenta en última instancia es si su crítica está científicamente justificada. A esta cuestión dedicaremos los capítulos que siguen.

2
Adaptacionismo: la herencia del doctor Pangloss

Los filósofos de la ciencia que tienen la física por modelo suelen afirmar que las explicaciones científicas sólo ofrecen respuestas al *cómo,* no al *porqué.* Pero la biología, en particular la biología evolutiva, es esencialmente una ciencia de porqués. Los biólogos estamos siempre preguntándonos por qué los seres vivos son como son y no de otra manera. Y como dijo Theodosius Dobzhansky, el «ideólogo» de la síntesis, en biología nada tiene sentido si no es bajo el prisma de la evolución. El neodarwinismo viene a ser la teoría de «gran unificación» de la biología. La fisiología, la embriología, la citología o la bioquímica se ocupan de describir la maquinaria de los seres vivos, pero los mecanismos de la vida se explican en última instancia como producto de procesos evolutivos. Las disciplinas que adoptan explícitamente este enfoque evolutivo a la hora de explicar la historia natural y las funciones de los organismos (como la ecología, la etología, la sistemática, la filogenia, la biología del desarrollo, la paleobiología o la antropología biológica) deben incluir entre sus presupuestos básicos ciertas hipótesis acerca del funcionamiento de la evolución. Incluso en la observación puramente descriptiva de la naturaleza, sin anteojos teóricos, siempre hay detrás alguna hipótesis sobre la evolución de la estructura, fisiología o comportamiento objeto de estudio.

Sin una teoría no hay manera de proponer hipótesis científicas comprobables. El inductivismo puro (la extracción de generalizaciones a partir de datos recopilados sin ninguna idea preconcebida) es una quimera, ya que cualquier investigador siempre tiene en mente alguna idea sobre cómo deberían ser las cosas (aunque se niegue a admitirlo). La adquisición de datos requiere una idea previa acerca de dónde, cómo, cuándo y qué tipo de datos hay que recoger. El diseño de cualquier investigación requiere hipótesis *a priori.* A la pregunta de si los naturalistas deberían observar la naturaleza sin ninguna hipótesis previa, el propio Darwin contestó que, si no tenían una hipótesis, era mejor que se entretuvieran contando piedras[1]. El auténtico método

científico consiste en plantear hipótesis sobre la base de teorías basadas en observaciones obtenidas en el curso de investigaciones previas, e intentar comprobar las predicciones derivadas de dichas teorías mediante una obtención de datos sistemática y orientada, en un encadenamiento sin fin de hipótesis y datos que dan lugar a nuevas hipótesis y nuevos datos (lo cual no significa que la ciencia sea «subjetiva», como pretenden algunos).

Hoy por hoy, la única teoría digna de ese nombre para comprender la diversidad de formas de vida existentes y la funcionalidad de sus diseños es la selección natural darwiniana. En biología no hay ninguna otra teoría alternativa que permita plantear hipótesis evolutivas (y me atrevo a apostar a que no la habrá)[2]. No hay ningún otro conjunto de generalizaciones empíricas que tenga siquiera el rango de ley, sólo una colección de modelos que explican mecanismos concretos de un conjunto limitado de procesos, siempre con excepciones a la vuelta de la esquina[3].

El programa adaptacionista

La adaptación de los organismos a su modo de vida ha sido la base de una herramienta heurística empleada desde la prehistoria por los pueblos que dependían de un conocimiento detallado de su entorno para sobrevivir. Esta herramienta no es otra que el enfoque adaptacionista, consistente en suponer que las formas, funciones y conductas observadas en los seres vivos tienen como fin último la supervivencia y la reproducción exitosa. La justificación de este supuesto fue ofrecida por Darwin muchos milenios después de que se integrara en la forma de entender la naturaleza de nuestros antepasados paleolíticos. Antes de eso. Aristóteles intentó explicar la adaptación biológica en términos de causas finales (lo que en filosofía se conoce como teleología, o explicación de algo por su finalidad). Pero la explicación científica no puede admitir las explicaciones teleológicas, porque los efectos no deben preceder a las causas. La finalidad aparente de los rasgos adaptativos de un organismo no puede explicar por sí sola su existencia, porque implica un designio (¿divino?). Aun así, el pensamiento teleológico dominó el estudio de la adaptación biológica hasta la irrupción del paradigma darwiniano. Para cualquiera que observara un insecto polinizando una flor, estaba claro que el diseño floral tenía la finalidad de atraer a los insectos que se encargaban de asegurar la transferencia del polen y la fecundación de otras flores. Ahora bien, ¿cómo podía la función reproductiva final explicar el origen de la estructura en primera instancia?

Darwin resolvió este dilema apelando a la selección natural de aptitudes heredables. El que haya herencia es lo que explica por qué los organismos parecen estar diseñados y programados para cumplir ciertos objetivos, pero las aptitudes que determinan el cumplimiento más o menos eficaz de dichos objetivos anteceden a los mismos, porque son una herencia de las generaciones previas, y su existencia se explica por sus efectos sobre la aptitud reproductiva de los organismos en el pasado. François Jacob y Jacques Monod acuñaron la expresión «programa genético»[4]. Un ordenador parece cumplir finalidades que explican su funcionamiento porque existe un programa previo concebido por un programador. Pero en el caso de los organismos no es el designio de una mente inteligente (la del programador) lo que explica su finalidad aparente, sino el mecanismo ciego de la selección natural.

Darwin impuso tres restricciones sobre la naturaleza de la variación de la que se nutre la selección natural: debe ser profusa, pequeña e isotrópica (es decir, no dirigida e independiente de la dirección del cambio evolutivo)[5]. Estas tres restricciones forman una unidad conceptual: la variación no es más que un prerrequisito, una fuente de materia prima incapaz por sí sola de impartir dirección alguna al cambio evolutivo. Por lo tanto, la explicación darwiniana de dicho cambio debe consistir en especificar sus causas una vez conocida su naturaleza general (gradualismo) y descartada cualquier fuente de cambio intrínseca (isotropía). El cambio debe surgir, pues, de la interacción entre las influencias (bióticas y abióticas) del entorno y la variación disponible, y el resultado primario del ajuste gradual entre uno y otra debe ser la adaptación.

Hablar de «programa adaptacionista» está justificado porque Darwin presenta un protocolo para una investigación efectiva, y no sólo una estructura conceptual abstracta[6]. Los argumentos relevantes son: (1) la adaptación es el fenómeno central de la evolución, (2) la selección natural construye la adaptación, y (3) la selección es la única causa de la adaptación (la variación no puede hacer el trabajo sola). La adaptación puede verse como la transformación de información medioambiental (externa) en cambios internos de forma, fisiología y comportamiento. La adaptación se convierte así en el objeto primario del estudio empírico de los mecanismos evolutivos. El razonamiento adaptacionista es el núcleo metodológico del darwinismo.

La insurgencia antiadaptacionista

En 1979, Stephen Jay Gould y Richard Lewontin publicaron un sonado artículo científico donde arremetían contra el adaptacionismo como herramienta metodológica. En aquel artículo, Gould y Lewontin recurrían a la mordaz sátira de Voltaire en su *Cándido*, donde aparecía el doctor Pangloss (que pretendía ser una caricatura del filósofo Leibniz), un personaje tan erudito como iluso, capaz de racionalizar hasta las peores calamidades o deformidades para salvar la tesis de que el nuestro es el mejor de los mundos posibles. Para Pangloss, todo tenía su razón de ser, y a todo se le podía encontrar alguna utilidad (por ejemplo, la nariz estaba diseñada para sujetar las gafas, y las piernas para enfundarse los pantalones). Gould y Lewontin ponían en tela de juicio el supuesto de que todos los rasgos observables de cualquier ser vivo tenían la finalidad de favorecer la supervivencia y el éxito reproductivo de su portador, y proponían que muchos de esos rasgos eran neutros en términos de aptitud y explicables como producto de ligaduras ontogénicas, leyes físicas o *Baupläne* (planes de construcción de los organismos).

Esta crítica dio mucho que hablar, y Gould no dejó de escribir prolijamente acerca de su demoledor efecto en los ingenuos practicantes del adaptacionismo «panglossiano». Seguramente es cierto que aquel artículo contribuyó a aumentar la cautela y evitar las explicaciones adaptacionistas demasiado rebuscadas y escasamente fundamentadas, pero no era más que la primera andanada de una campaña sistemática de Gould para minimizar el protagonismo de la selección natural en el pensamiento evolucionista. Hay que decir, no obstante, que las hipótesis alternativas del propio Gould no tenían un fundamento más sólido que las explicaciones adaptacionistas que él tanto criticaba, o eran perfectamente compatibles con ellas.

Es esta falta de alternativas sólidas lo que ha hecho que las críticas al adaptacionismo hayan caído en gran medida en saco roto y apenas hayan hecho mella en los evolucionistas profesionales (en contra de lo que pretenden los críticos). Las revistas científicas están repletas de hipótesis adaptacionistas, y disciplinas enteras como la ecología del comportamiento (la heredera de la antigua sociobiología) adoptan un enfoque adaptacionista. Es más, los antiadaptacionistas suelen recurrir a hipótesis adaptacionistas para luego descartarlas, o las introducen inadvertidamente en sus argumentos. En ocasiones, la manera de disimular la componente adaptacionista de un argumento consiste en proponer que, en efecto, el rasgo cumple la función que se le asigna, pero que su existencia no se explica por dicha función, sino por puro azar, o por alguna ligadura física, histórica u ontogénica[7]. Ahora bien, sin la hipótesis adaptacionista inicial el análisis no sería siquiera

concebible. A la hora de postular restricciones al alcance de la selección natural, los antiadaptacionistas suelen incurrir en la misma vaguedad y debilidad argumental que critican en los adaptacionistas. A menudo, el argumento antiadaptacionista se reduce a declarar que la interpretación de tal o cual estructura, proceso o conducta como una adaptación es, «obviamente», una especulación descabellada, y no hay nada más que añadir. Pero lo obvio puede no serlo tanto cuando la cuestión se examina con más detenimiento[8]. Está claro que si no se proponen mecanismos alternativos con un poder explicativo real, no existe una auténtica alternativa heurística. Como señaló el propio Lewontin un año antes de la publicación de su artículo incendiario con Gould, los biólogos están obligados a ceñirse al programa adaptacionista porque las alternativas, aunque indudablemente operativas en muchos casos, no son comprobables en casos concretos[9].

¿Qué es una adaptación?

Para cumplir con el programa adaptacionista hay que contar con una definición formal de «adaptación». Por un lado están las definiciones operativas (basadas en la variación entre organismos actuales) y, por otro, las definiciones históricas (que tienen en cuenta la filogenia). Las definiciones operativas permiten soslayar los problemas derivados de la historia evolutiva del rasgo considerado. La más empleada por los ecólogos evolutivos es la que establece que una adaptación es una variante fenotípica resultante de la mayor aptitud o eficacia biológica de entre un conjunto específico de variantes en un entorno determinado[10]. Para comprobar si un rasgo concreto es una adaptación, hay que comparar variantes del rasgo en la población y los efectos de esa variación en el éxito reproductivo. En esta definición se fundamenta buena parte de la ecología evolutiva, que se ocupa del estudio de las adaptaciones de los organismos vivos, centrándose en explicar el mantenimiento de estructuras, procesos y conductas, no su origen histórico. Por supuesto, muchas adaptaciones no pueden estudiarse de esta manera, porque no exhiben una variación significativa. Por ejemplo, los ojos son una adaptación para la visión, pero éste es un rasgo tan crítico para la supervivencia que la intensidad de la selección normalizadora elimina cualquier variación que menoscabe mínimamente la aptitud[11].

Por otro lado, las definiciones filogenéticas de adaptación sólo contemplan como tales las estructuras, procesos y conductas que han surgido *de novo* en los organismos considerados, no las que vienen

heredadas de sus ancestros. Por ejemplo, el ojo de los mamíferos es un órgano que ya poseían sus ancestros reptilianos, por lo que, de acuerdo con las definiciones filogenéticas propugnadas por los partidarios del estudio comparativo de taxones[12], el ojo no debería considerarse una adaptación en los mamíferos, aunque se haya mantenido a lo largo de millones de años por selección estabilizadora. (El pelo, en cambio, sí sería una adaptación propiamente mamífera. Una prueba de que poseemos ojos porque cualquier regresión funcional de los mismos es penalizada por la selección natural es que los mamíferos que viven bajo tierra, como los topos, pueden llegar a perderlos del todo).

Uno de los papeles principales de la selección natural es la conservación activa de rasgos adaptativos, junto con los genes responsables de los mismos. Por eso la definición filogenética es excesivamente restrictiva, ya que no tiene en cuenta que la selección natural no sólo modifica estructuras, procesos y conductas, sino que también las mantiene activamente. Stephen Jay Gould y su discípula y colega Elisabeth Vrba propusieron que muchos rasgos hoy contemplados como adaptaciones surgieron para cumplir otras funciones, y para estos rasgos «reconvertidos» introdujeron el término «exaptación»[13]. (Por ejemplo, las aletas de los pingüinos serían una exaptación, porque son alas modificadas que sirven para nadar en vez de volar). De acuerdo con esta definición histórica, sólo los rasgos que se seleccionaron para cumplir su función actual serían adaptaciones propiamente dichas. Otros autores han objetado que esta definición depende de cómo se defina el rasgo en cuestión[14]. (Si definimos «ala» como algo que sirve para volar, entonces las aletas de los pingüinos son una exaptación, porque los pingüinos descienden de aves voladoras, pero si en el concepto «ala» incluimos todas las modificaciones que les permiten cumplir su función actual, está claro que las alas de los pingüinos son adaptaciones para el desplazamiento en el agua).

Algunas definiciones de adaptación, como la propuesta por George Williams en su libro *Adaptation and Natural Selection*[15], se centran en estructuras, procesos o conductas de una complejidad y especialización tales que no pueden explicarse sólo por azar, asociación a otros caracteres o ligaduras físicas, sino que requieren postular una función determinada. Este adaptacionismo «duro» no contempla como adaptaciones genuinas muchas estructuras y procesos menos llamativos y sin una función clara, pero que pueden estar siendo mantenidos por selección natural. Al omitirlos, deja fuera muchos rasgos que no han sufrido una selección direccional intensa o

apenas han cambiado desde su aparición. Si se adoptara esta versión estricta del adaptacionismo, buena parte de la variación observada quedaría fuera del ámbito de la biología evolutiva, dada la ausencia de hipótesis alternativas con capacidad predictiva para explicar dicha variación, aparte de la selección natural [16].

El filósofo Daniel Dennett ha descrito un enfoque adaptacionista sensato con un gran potencial, que define como «ingeniería revertida»: si encontramos una máquina o un instrumento, intentamos determinar su posible función metiéndonos en la mente del ingeniero que lo concibió [17]. Análogamente, a la hora de interpretar una estructura o proceso biológico, lo más sensato es presuponer que es un producto de la selección natural, y por lo tanto cumple una función en términos de supervivencia y éxito reproductivo para los organismos en cuestión. Dependiendo de la función postulada, se podrán establecer diferentes hipótesis susceptibles de comprobación empírica. Descartar hipótesis es tan beneficioso heurísticamente como confirmarlas. La hipótesis nula (que el proceso o estructura no es producto de la selección natural, y por lo tanto no tiene ningún valor adaptativo) no conlleva predicción concreta alguna y representa una vía muerta para la investigación. La alternativa a este adaptacionismo sensato es describir el funcionamiento del proceso o estructura en términos estrictamente afuncionales y sin plantear hipótesis alguna. La ganancia de conocimiento que ha aportado el enfoque adaptacionista ha sido fundamental en ciertas ramas de la biología y ofrece explicaciones intelectualmente más satisfactorias al explicar el cómo a través del porqué [18].

Ligaduras históricas y ontogénicas

Gould y Lewontin apelaban sobre todo a las ligaduras filogenéticas y ontogénicas como alternativas explicativas a la selección natural. Con ello se referían a que los organismos heredan pautas de desarrollo, desde el huevo hasta la fase adulta, que restringen los grados de libertad de las posibilidades de cambio. Por poner un ejemplo, el mentón humano no sería una adaptación, como podría pensar un «panglossiano», sino el resultado de pautas de crecimiento invariables de ciertas regiones de la mandíbula inferior. Por qué ciertas pautas ontogénicas son invariantes y otras cambiantes es una cuestión que los promotores de las ligaduras ontogénicas no suelen molestarse en intentar responder (cosa que sí hizo Darwin en su libro sobre la domesticación y la selección artificial, donde buscó una explicación de la sorprendente maleabilidad de los animales

domésticos sometidos a selección por sus criadores).

Los restriccionistas han tendido a recurrir a principios estructuralistas para explicar la morfogénesis, sin tener en cuenta los genes[19], un estilo de teorización embriológica inspirado en el idealismo alemán de Schelling y Goethe, y que tras un periodo de auge en los años ochenta del pasado siglo parece estar virtualmente extinguido en la actualidad[20]. Pero las alternativas al adaptacionismo no se limitan a los modelos estructuralistas. En ocasiones se afirma simplemente que lo observado es producto de una ligadura filogenética, sin proponer ningún mecanismo para estas ligaduras al nivel celular o molecular. Si tales ligaduras restrictivas de la adaptación existen, hay que ver cuáles son, cómo condicionan el desarrollo y qué procesos fisiológicos o bioquímicos están implicados[21]. Es altamente probable que las ligaduras filogenéticas tengan una base adaptativa en muchos casos, dado que cualquier alteración en ciertos procesos clave de la ontogenia los haría menos eficientes. En otras palabras, las ligaduras a un nivel se deben muchas veces a adaptaciones a niveles más fundamentales del funcionamiento organísmico[22]. Los que abogan por la relevancia de las ligaduras ontogénicas consideran inmutables los procesos del desarrollo y no contemplan alternativas. Pero habría que preguntarse cómo funcionaría el desarrollo embrionario si estos procesos ontogénicos supuestamente inmutables no lo fueran. Aunque la observación de mecanismos alternativos pueda resultar difícil o imposible en organismos vivos, estos mecanismos son simulables por ordenador. Algunos biólogos del desarrollo se han mostrado tradicionalmente reacios a una herramienta metodológica tan poderosa como el adaptacionismo. Una posible explicación es que muchos tiendan a dar por sentado que sólo el fenotipo adulto, la fase final del desarrollo, es objeto de selección[23].

En realidad, todas las fases del desarrollo, desde el cigoto hasta la madurez reproductiva, pasan por el cedazo de la selección natural.

Autoorganización

En los últimos tiempos ha prosperado la idea de que el diseño organísmico se explicaría esencialmente por las propiedades autoorganizativas de sistemas simples para dar sistemas altamente complejos. Esta idea se fundamenta en el empleo extensivo de modelos de ordenador por expertos en sistemas dinámicos complejos o físicos partidarios de un enfoque holístico[24]. Si la variación morfogenética básica se debe a procesos de autoorganización en

sistemas dinámicos, la selección natural cuenta bastante poco en la generación del diseño. No obstante, Stuart Kauffman, el principal valedor de esta teoría, reconoce la relevancia de la selección, la cual canalizaría los sistemas complejos hacia situaciones favorecedoras de los procesos evolutivos, lo que se ha dado en llamar «límite del caos». En su obra *The Origins of Order* (1993), Kauffman concede a la selección natural un papel importante, aunque subsidiario, en la evolución de los sistemas autoorganizados adaptativos. Las leyes de la complejidad biológica no surgirían de nuevos modos de interacción entre elementos de sistemas vivos, distintos de las relaciones físicas inorgánicas, sino del inmenso número de elementos interactuantes. Por ejemplo, si en el desarrollo de algún rasgo de un organismo intervienen muchos genes, y si la transcripción de dichos genes está conectada por múltiples rutas de señales, de todo ello emergerán leyes ontogénicas de alguna clase. Los «emergentistas» sostienen que estas leyes no se dilucidarán mediante estudios reduccionistas de la transcripción de genes concretos (ni de la ecología de organismos concretos en redes ecodinámicas, en el caso de la evolución a gran escala), sino que es necesario adoptar un enfoque holista que contemple todas las interacciones juntas.

Por ahora no puede decirse que haya leyes especiales de la complejidad, sólo conclusiones generales derivadas de un sinnúmero de simulaciones por ordenador. La ciencia de la complejidad es la expresión más reciente del síndrome de la «envidia de la física» en los enfoques teóricos de la evolución[25]. El matemático francés René Thom concibió a principios de los años setenta una elegante teoría sobre la dinámica de ciertos sistemas no lineales que podían experimentar cambios de estado súbitos (de manera «catastrófica», de ahí que se la conociera como «teoría de las catástrofes»)[26]. Esta teoría parecía prometedora para explicar los complejos movimientos de capas de células y tejidos descritos por los embriólogos. También se intentó aplicar a la extinción de las especies. Hoy la teoría de las catástrofes está prácticamente olvidada[27]. A finales de esa misma década, el químico Ilya Prigogine publicó (junto con su discípula Isabelle Stengers) una aproximación a la autoorganización biológica desde el punto de vista termodinámico, con el ambicioso título de *La nueva alianza: Metamorfosis de la ciencia*[28]. Según Prigogine, la lejanía del equilibrio termodinámico en sistemas abiertos con flujos de materia y energía puede generar orden espontáneo. Prigogine y Stengers también introducían la idea de la irreversibilidad del proceso evolutivo, basándose en la flecha del tiempo termodinámica. Pero la termodinámica de procesos irreversibles no ha tenido impacto alguno

en la biología del desarrollo, que sigue sin incorporar el elegante concepto de las «estructuras disipativas» de Prigogine. Algo más tarde se puso de moda la teoría del caos (desarrollada inicialmente a partir de modelos meteorológicos), la cual ponía de manifiesto que sistemas dinámicos muy simples pueden experimentar transiciones impredecibles entre distintos estados, y que estas transiciones podían derivarse de ecuaciones dinámicas sencillas. Según estos modelos, las fluctuaciones caóticas en las comunidades de organismos serían el resultado altamente intrincado de un proceso determinista simple[29]. Hay otros ejemplos de incursiones de matemáticos, físicos o químicos en la biología a las que podría aplicarse la reconvención de Maynard Smith: «También es importante que los físicos entren en la biología para darse cuenta de que pisan un territorio extraño donde son fundamentales dos conceptos poco habituales: el de adaptación y el de información»[30].

La vida es una chapuza

En contraste con los elegantes modelos de la ciencia de la complejidad, los productos de la evolución no son precisamente elegantes, sino más bien una suerte de bricolaje chapucero, como señaló hace tiempo el bioquímico François Jacob[31]. Los procesos metabólicos parecen innecesariamente enrevesados, el código genético es redundante y aparentemente arbitrario, el desarrollo embrionario parece una cascada arbitraria de rutinas reguladoras, la complicación del sistema inmunitario es abrumadora, y el diseño de algunos órganos (como el ojo de los vertebrados)[32] parece del todo irracional. Por todas partes encontramos redundancia, sistemas montados unos sobre otros, lastres históricos y complicación superflua. Ello es producto del proceso ciego y automático (algorítmico, diría Dennett) de la selección de pequeños cambios que suponen mejoras inmediatas, pero sin la más mínima visión de futuro.

Para los teóricos, a menudo la elegancia matemática de los modelos se convierte en un fin en sí misma. Pero, como advirtió Francis Crick: «La elegancia y la simplicidad profundas, a menudo expresadas en una forma matemática abstracta, son guías útiles en física, pero en biología estas herramientas intelectuales pueden llevar a error»[33]. La incomodidad con el paradigma del bricolaje ha llevado a muchos a buscar alternativas intelectualmente más satisfactorias en la ciencia de la autoorganización de sistemas complejos y del caos. Se conciben cientos de modelos (que a menudo pronto quedan obsoletos) e innumerables simulaciones que sugieren

que la complejidad de las interacciones entre genes, células u organismos excluye la posibilidad de mejora, perfeccionamiento u optimización por selección natural. Las inferencias de los teóricos se basan casi exclusivamente en simulaciones informáticas, una práctica dudosa cuando se trata de comprender procesos complejos donde la historia tiene mucho que decir. La selección natural opera con la variación disponible, no es un proceso de optimización en abstracto, sino que sólo conduce a óptimos locales que no pueden entenderse sin tener en cuenta el entorno y la historia previa de los organismos. El ordenador es un recurso insuficiente para simular un proceso tan contingente y corto de miras como la selección natural [34].

La principal conclusión de la ciencia de la complejidad es que el orden de los sistemas vivos es, como dice Kauffman, «gratuito» (en otras palabras, que no se requiere ningún poder creador por parte de la selección natural) [35]. La justificación viene a ser que, como los modelos de interacción entre genes (epistasis), o entre componentes de un ecosistema, o entre elementos reguladores del desarrollo, muestran que la selección natural es incapaz de alcanzar una solución óptima (el pico más alto de aptitud en los paisajes adaptativos generados por ordenador), sino que se queda en una aproximación, entonces dicho óptimo sólo es accesible por procesos de autoorganización. Los modelos autoorganizativos predicen óptimos de cuya existencia no se tiene noticia fuera de los ordenadores. Pero el darwinismo no dice que la selección natural deba conducir irremisiblemente al pico de aptitud más alto en los paisajes adaptativos virtuales. La selección natural permitirá llegar a un óptimo local alcanzable con la variación fenotípica y el tiempo disponibles. Los óptimos virtuales serán en muchos casos inasequibles e inobservables. Lo que vemos en la naturaleza puede o no ser un óptimo de Kauffman, pero es imposible establecerlo sin conocer hasta el último detalle toda la historia evolutiva del rasgo o sistema considerado. Por ejemplo, el cuello de la jirafa, ¿es un óptimo absoluto? No hay manera de saberlo, pero si no es así, sino que sólo es un óptimo local alcanzado a partir de la variación fenotípica disponible en su día, entonces no hace falta apelar a la autoorganización para explicar un óptimo que no es tal [36].

Los modelos de Kauffman y compañía no nos dicen cuánta mejora es esperable por selección y cuánta por autoorganización en el límite del caos. Los biólogos evolutivos poco dados a la modelización matemática o informática objetan que los resultados ideales de las simulaciones probablemente no existen fuera del ordenador, por lo que su búsqueda en la naturaleza es una quimera. Puede que estos

modelos sean herramientas útiles para estudiar procesos o sistemas altamente complejos y hacer predicciones sobre su evolución, pero no ofrecen ningún mecanismo comprobable. No hay ninguna propiedad física ni química exclusiva de los seres vivos, ni leyes físicas que sólo valgan para ellos, así que la ciencia de la complejidad no aclara la naturaleza única de los seres vivos. En general, los símiles ofrecidos por los teóricos de la complejidad para explicar el orden biológico se quedan muy cortos, y sus pretensiones parecen demasiado ambiciosas. Si el orden es gratuito, ¿por qué la vida parece haber surgido una vez, y sólo una, en este planeta? ¿Y cómo se explica la innegable chapucería de los productos de la evolución, si no es por el carácter oportunista de la selección natural?

Similitudes engañosas

El principal problema de los modelos autoorganizativos es que los avances de la biología molecular no los respaldan. Un ejemplo clásico es el modelo morfogenético propuesto por Alan Turing (el padre de la informática, y uno de los matemáticos más grandes de todos los tiempos). Se trataba esencialmente de un modelo de difusión de morfógenos en embriones y adultos que Turing pretendía aplicar a los patrones de segmentación, así como las bandas presentes en cebras y tigres, conchas de moluscos y otros organismos. Turing demostró que la concentración uniforme de los morfógenos era inestable para ciertos valores de los parámetros de reacción-difusión. En esa situación surgían espontáneamente picos y valles de concentración que generaban un patrón de bandas. Turing esperaba que este modelo de difusión simple pudiera explicar las pautas repetitivas en la morfología embrionaria y adulta de muchos organismos, como los segmentos de los insectos o los pétalos de las flores.

Seducidos por el elegante modelo de Turing, otros autores han querido aplicarlo al patrón de bandas de activación de genes reguladores observado en el embrión de la mosca *Drosophila*[37]. Pero lo cierto es que el proceso de generación de estas bandas no es ni simple ni elegante. Cada elemento se construye de manera cualitativamente distinta del resto. El biólogo Lewis Wolpert ya había propuesto hacía tiempo que ciertos genes reguladores se activarían o desactivarían en función de los gradientes de concentración de morfógenos propagados por difusión[38]. Pero ahora se sabe que cada elemento del patrón de bandas que expresan la transcripción de un mismo gen en el embrión de *Drosophila* viene determinado por combinaciones distintas de señales reguladoras. Esto parece un exceso

de maquinaria para crear un simple patrón de bandas, pero refleja la regla general de que la expresión de un gen regulador del desarrollo es la suma de muchas partes, cada una controlada por señales diferentes. Como señala Sean Carroll, «las matemáticas y los modelos son bellos, pero nada de esta teoría se ha visto confirmado por los descubrimientos de las últimas décadas. Los matemáticos nunca consideraron que la formación de patrones pudiera venir dada por señales genéticas modulares, o que los patrones periódicos que vemos fueran de hecho la suma de numerosos elementos individuales»[39]. ¿Por qué en biología no vemos generación de patrones en virtud de procesos físicos simples? ¿Por qué tanta complicación? La respuesta es que la regulación del desarrollo se ha construido paulatinamente, levantando unas rutas reguladoras sobre otras, paso a paso, y sin ninguna previsión del producto final al cabo de millones de años. Para que el resultado final sea viable, en cada paso debe añadirse muy poca complejidad morfológica, y ésta sólo debe afectar a una pequeña parte del organismo. Todo el proceso lleva la firma reconocible de la selección natural, que trabaja con la variación disponible y a corto plazo.

Eludiendo la complicación genética del desarrollo de los organismos pluricelulares, algunos antiseleccionistas partidarios de la autoorganización se han dedicado a estudiar organismos unicelulares. El autor que más se ha hecho notar en esta línea de investigación (entre otras cosas, por su discurso antidarwinista) es Brian Goodwin, quien se ha concentrado en la morfogénesis de *Acetabularia*[40] un alga marina bentónica que crece a partir de una sola célula anclada en el sustrato. El pedúnculo crece hasta algo más de un centímetro, y luego se forma un anillo de brácteas que forma un verticilo. Conforme sigue creciendo el tallo, se van formando nuevos verticilos a intervalos regulares, y los viejos se van desprendiendo, hasta que sólo queda un verticilo apical llamado «parasol». Según el modelo de Goodwin, las estructuras formadas se corresponden con picos en la concentración de calcio, la cual determina la flexibilidad y rigidez del esqueleto celular, y depende a su vez de la contracción del citoplasma[41]. En la simulación por ordenador, el calcio acaba formando un anillo de concentración máxima en el ápice del tallo. Si se perturba la concentración de calcio, el anillo se segrega en puntos de concentración máxima que darían lugar al parasol. Según Goodwin, éste es un ejemplo de autoorganización, análogo al anillo de gotas que salpican al caer un objeto esférico en la superficie de un líquido. Pero, una vez más, los símiles inanimados fallan. Como señaló Maynard Smith, el término «autoorganización» sugiere que no hay información

genética que especifique la estructura[42]. Pero, al fin y al cabo, el crecimiento del pedúnculo y la rigidez del esqueleto celular dependen de las propiedades estructurales de proteínas codificadas por genes. Mutaciones de estos genes pueden alterar los parámetros del sistema, lo que podría modificar la morfología celular. A diferencia de la pauta de salpicadura, la forma de *Acetabularia* depende de una información genética codificada. Si todo lo que Goodwin quiere decir es que no hay una correspondencia estricta entre la secuencia de bases de los genes implicados y la morfología celular, esto es una obviedad. La visión simplista de unos genes que codifican todos y cada uno de los detalles del organismo hace tiempo que ha quedado superada. Los genes únicamente establecen los parámetros dinámicos al codificar proteínas que afectan directamente al metabolismo y la estructura celulares[43].

El orden tiene un precio

Así pues, el orden gratuito postulado por la ciencia de la complejidad necesita de la selección para adquirir entidad biológica. Ni siquiera Kauffman puede dejar de concederle algún papel a la selección natural. Pero, según él, la selección no ha trabajado sola, sino que ha sido asistida desde el principio por la autoorganización. En vista de la formidable maquinaria molecular genética y reguladora presente en todas las células, parece un tanto pretencioso querer explicar el funcionamiento de los organismos por un proceso de autoorganización simulable por ordenador. ¿Para qué tanta maquinaria celular, tantas interacciones moleculares? Es obvio que su evolución tiene que haber costado innumerables intentos fallidos, además de millones de años de pequeñas adiciones y reajustes. Los biólogos «reduccionistas», tan criticados por los holistas y emergentistas, están desentrañando los mecanismos de la organización celular y del desarrollo, y sin tirar por tierra la teoría darwiniana (para desespero de muchos «heterodoxos»). En vez del resultado emergente de procesos de autoorganización simples, la complejidad biológica parece ser, más que nada, complicación. Lo que está saliendo a la luz se parece bastante más al taller de un aficionado al bricolaje un tanto chapucero que a la pantalla del ordenador de Stuart Kauffman[44].

Si se dejan de lado las pretensiones de fundar una nueva teoría evolutiva, algunos enfoques de la ciencia de la autoorganización pueden ser valiosos. Sin duda existen sistemas naturales cuya organización no obedece a fuerzas o agentes externos, sino a procesos

dinámicos resultantes de las interacciones entre sus partes o elementos[45]. Así, por ejemplo, las conductas individuales de algunos animales agregados en enjambres (como las hormigas) generan pautas colectivas que pueden verse como resultado de procesos de autoorganización. Estos procesos pueden modelarse como redes de interacciones que conducen a predicciones interesantes desde el punto de vista teórico (sin olvidar que cualquier interacción entre elementos vivos tiene consecuencias para su aptitud que son susceptibles de selección). Las propiedades funcionales de muchos de estos procesos autoorganizativos han tenido que afectar a las características del genoma en el curso de la evolución. Los genes no necesitan especificar todos los detalles de tales procesos autoorganizativos, sino sólo las condiciones de contorno de la interacción. Estas propiedades sistémicas son parte del marco de la selección, igual que las leyes de la física. Pero nadie dice que la selección natural sea menos relevante en la evolución biológica que las leyes físicas (aunque algunos estudiosos de los procesos autoorganizativos parecen sugerir algo así). No hay conflicto o competencia entre autoorganización y selección natural. Se trata más bien de un «matrimonio» en el que la autoorganización permite una gran economía de información genética[46]. La autoorganización sólo persiste si aporta soluciones a los problemas permanentes de los seres vivos: supervivencia y reproducción[47]. Si los modelos teóricos de estos procesos evolutivos prescinden de la selección o la relegan a un papel secundario, y se quedan en la explicación del orden biológico cuando lo que hay que explicar es la adaptación, estarán olvidando la lección de Dobzhansky: «Cualquier teoría de la evolución que deje el fenómeno de la adaptación como un misterio inexplicado es inaceptable»[48]. Orden no equivale a adaptación. Es la supervivencia y reproducción exitosa de los organismos lo que determina su evolución. Los modelos de redes moleculares, celulares o ecológicas son valiosos si contemplan sus repercusiones funcionales para las partes implicadas, delimitando así el terreno de juego de la selección natural.

3
La mirada del lenguado

Mi ejemplo favorito de chapuza evolutiva es el diseño «picassiano» de los lenguados y afines. A diferencia de las rayas, parientes de los tiburones que se han ido aplanando dorsoventralmente hasta quedar con los ojos en lo alto de la cabeza (la trayectoria evolutiva que parece más «razonable», porque mantiene la simetría bilateral), los peces planos del grupo de los lenguados, rodaballos, platijas y demás se han aplanado lateralmente, de manera que descansan en el fondo sobre un costado y no sobre el vientre. El problema para los ancestros de los lenguados era que en esta postura uno de los ojos quedaba mirando hacia abajo. La selección natural resolvió este inconveniente trasladando el ojo descolocado al otro lado de la cabeza. El resultado es que estos peces tienen ambos ojos en el mismo lado de la cara. Su ontogenia parece recapitular su filogenia. Cuando son alevines nadan cerca de la superficie y son perfectamente simétricos, como una dorada. Luego el cráneo comienza a deformarse y, a medida que crece el pez, uno de los ojos (el izquierdo o el derecho, según la especie) se va desplazando hacia la parte superior de la cabeza y luego al otro lado de la cara, momento en que el pez cambia a un modo de vida bentónico, permaneciendo la mayor parte del tiempo medio enterrado en el fondo arenoso.

En su libro *El relojero ciego*, Richard Dawkins eligió este ejemplo para ilustrar la influencia de las ligaduras históricas en el proceso evolutivo. Ningún diseñador sensato hubiera creado semejante monstruosidad en una mesa de dibujo (a no ser que tuviese una vena picassiana, o un retorcido sentido del humor). Pero la evolución siempre parte de lo que hay. Los antepasados de las rayas eran tiburones, peces que no están comprimidos lateralmente sino, en todo caso, algo aplanados dorsoventralmente. Así, cuando los ancestros de las rayas comenzaron a posarse en el fondo, fueron aplanándose progresivamente, representando cada forma intermedia una ligera mejora para su nuevo modo de vida bentónico, en lo que constituye un ejemplo «canónico» de evolución darwiniana. En cambio, los

antepasados de los lenguados eran peces comprimidos lateralmente (como casi todos los peces óseos pelágicos), con lo que el camino más corto para adoptar el mismo modo de vida que las rayas era tenderse de costado en el fondo.

Hasta aquí muy bien, pero Dawkins continúa así: «En el hiperespacio genético, hay una trayectoria uniforme que conecta los antepasados de los peces óseos con los peces planos que descansaban sobre su costado y tenían el cráneo torcido. No hay una trayectoria uniforme que los conecte con los peces planos que descansaban sobre su vientre. En teoría, esta trayectoria existe, pero pasa a través de formas intermedias que no habrían tenido éxito —a corto plazo, que es lo que importa— si hubiesen llegado a existir»[1]. La concepción darwiniana clásica del proceso evolutivo exige que éste sea gradual, y que todas las formas intermedias estén lo bastante bien adaptadas para sobrevivir y reproducirse con éxito (aunque sean mejorables; pero para verse favorecido por la selección natural no hace falta ser el mejor en todos los mundos posibles, basta con ser algo mejor que los competidores). Puedo entender que unos peces comprimidos lateralmente con ojos situados simétricamente a cada lado de la cara estén bien diseñados para su modo de vida nadador, como también lo están unos peces planos que viven tendidos sobre un costado y tienen los dos ojos en el lado de la cara que mira hacia arriba (por muy dudoso que resulte este diseño desde el punto de vista estético). Pero ¿en qué puede contribuir a la aptitud darwiniana un ojo un poco desplazado hacia la frente, pero no lo suficiente para evitar quedar debajo de la cabeza cuando el pez se tiende en la arena? Entre los ojos situados en posiciones simétricas y los ojos situados a un mismo lado de la cara hay un salto cuántico adaptativo que no puede rellenarse con una ganancia gradual de aptitud. Así pues, la evolución del lenguado parece comprometer el gradualismo estricto del darwinismo clásico, que contempla el cambio evolutivo como continuo y uniforme. Ahora bien, ¿hasta qué punto este y otros casos de cambios evolutivos discontinuos comprometen la primacía de la selección natural como fuerza evolutiva creadora?

Una laguna de la síntesis

Lo que evoluciona es el fenotipo. Los fenotipos son resultado de procesos ontogénicos que, a partir de un huevo indiferenciado, organizan el desarrollo de los organismos hasta convertirlos en adultos reproductores capaces de transmitir dichas dinámicas morfogenéticas a sus descendientes por vía hereditaria. Pero también es cierto que los

fenotipos perdedores en la lucha por la vida no pueden transmitir a las generaciones futuras estas ontogenias derivadas de la interacción de complejas tramas de genes reguladores. Sin selección no hay manera de explicar la prevalencia de unas soluciones morfogenéticas sobre otras posibles.

El origen de la variación de las pautas ontogénicas se ha convertido en una suerte de Santo Grial para algunos biólogos del desarrollo contemporáneos, que quieren encontrar ahí la causa de la evolución (igual que los mutacionistas de principios del siglo pasado la buscaban en los genes). Pero, aunque se descubra la fuente de la variación morfogenética, aún quedará por explicar por qué las ontogenias existentes son las que son y no otras. Para ello se requiere la selección natural, que premia unos fenotipos y penaliza otros. Los mecanismos propuestos para explicar la diversidad fenotípica existente sólo dan respuesta al cómo, no al porqué de la evolución de dichas ontogenias. Los apasionantes descubrimientos acerca de los genes implicados en el desarrollo embrionario están proporcionando una descripción de la regulación espacial y temporal de la transcripción génica, pero no explican su evolución. Por fortuna, la nueva biología del desarrollo comienza a abordar la cuestión crucial de por qué han surgido determinadas pautas ontogénicas en el curso de la evolución.

El neodarwinismo incorporó la teoría de la herencia que le faltaba al darwinismo clásico, pero no pudo incorporar una teoría de la morfogénesis, porque no la había. La síntesis moderna consistió esencialmente en la conjunción de la genética de poblaciones, la sistemática y la paleontología. La ecología y la embriología quedaron prácticamente al margen de esta suerte de «gran unificación» de la biología. La incorporación de la ecología evolutiva no se consumó hasta los trabajos de George Williams, Edward O. Wilson, William Hamilton y Robert Trivers en los años sesenta y principios de los setenta. Pero los embriólogos habían sido por lo general reacios al darwinismo desde el principio, y posteriormente han seguido mostrándose más bien críticos con los resultados de la síntesis. Desde William Bateson, muchos antidarwinistas han argumentado que los aspectos esenciales del diseño ya están presentes en el plan ontogénico antes de que la selección natural entre en acción, y han puesto en duda el poder de la selección para moldear diseños adaptativos a base de cambios pequeños y graduales, tal como propuso Darwin. El que la corriente ortodoxa se aferrara a los pequeños cambios genotípicos (mutaciones) como sustrato principal del cambio evolutivo, relegando la ontogenia a una caja negra sin mayor trascendencia, no ayudó a

que los biólogos del desarrollo se sintieran cómodos con la síntesis. El menosprecio del papel de la selección natural sigue siendo un lastre del que la biología del desarrollo aún no se ha desprendido del todo. La fusión de la embriología con las técnicas de la genética molecular en las últimas décadas ha permitido comprobar que los cambios en genes reguladores pueden tener como resultado grandes saltos fenotípicos, pero también ha mostrado que la selección natural puede operar sobre un sustrato inagotable de variación en la regulación del desarrollo. Aun así, los cimientos de la teoría no han quedado afectados: la selección sigue siendo imprescindible para explicar por qué existen unas soluciones morfogenéticas y no otras.

La génesis de novedad morfológica

Un problema al que ya se enfrentó Darwin y que ha sido repetidamente esgrimido contra su teoría de la selección natural (ahora por los defensores del diseño inteligente) es el de la complejidad y perfección de órganos como el ojo de los vertebrados o las alas de las aves[2]. ¿Cómo pudo formarse algo tan complejo y perfecto a base de cambios graduales del fenotipo determinados por mutaciones puntuales del genotipo? Cualquier pequeño cambio en el desarrollo de un órgano, ¿no tendría efectos deletéreos en otros aspectos de la ontogenia? ¿Cómo puede la selección natural de cambios pequeños modificar gradualmente estructuras complejas hasta conseguir la aparente perfección de los resultados presentes? A muchos les parece inimaginable el tiempo que requeriría la puesta a prueba de miles de pequeñas modificaciones, la mayoría de las cuales trastocaría la ontogenia, para perfeccionar una estructura desde sus primeros rudimentos hasta su diseño óptimo actual. Para estos críticos, sólo saltos cuánticos en el espacio morfogenético (propuestos por saltacionistas como Bateson o Goldschmidt, y ahora por algunos biólogos del desarrollo), leyes físicas aún por determinar (propuestas por la ciencia de la complejidad) o un diseñador divino (diseño —o, mejor, designio— inteligente) pueden llevar de una solución morfogenética a otra en el tiempo evolutivo disponible.

Algunos investigadores y divulgadores esgrimen retóricamente los últimos avances de la biología del desarrollo para cuestionar la teoría darwiniana, en particular el gradualismo. Como veremos, el discurso de estos críticos confunde variación con selección, y hace una lectura superficial y sesgada de los resultados de la nueva biología del desarrollo, producto de la fusión de la embriología tradicional con la genética molecular. La propuesta principal de esta nueva biología del

desarrollo (conocida informalmente como
«evo-devo»)
es que los cambios morfológicos (y en menor medida los fisiológicos y conductuales) se deben principalmente a cambios en las partes del genoma encargadas de regular la transcripción de ciertos genes cruciales en el proceso ontogénico. Desde los descubrimientos pioneros de Jacques Monod y François Jacob en los años sesenta, sabemos que los genes codificadores de proteínas no se transcriben a ARN (que a su vez se traduce en proteínas) en todo momento y lugar. La transcripción normalmente requiere la activación o desrepresión de regiones reguladoras del genoma por parte de moléculas (normalmente proteínas) que sólo actúan en ciertas células, tejidos o campos. Las proteínas reguladoras que controlan la transcripción de un gen codificador dado no son siempre las mismas a lo largo de la ontogenia. Las secuencias de ADN a las que se acoplan estas proteínas se conocen como «interruptores genéticos», y el conjunto de interruptores que afectan a un mismo gen codificador es un «elemento regulador»[3]. Las mutaciones en estos genes reguladores no implican modificaciones de secuencias proteínicas, sino cambios en su receptividad a proteínas reguladoras y, por ende, modificaciones en el lugar y momento de la transcripción de las regiones codificadoras controladas por ellos.

Además de los genes reguladores, entre los millares de genes que componen los genomas de los organismos pluricelulares hay unos pocos centenares de elementos conocidos como genes constructores o «cajas de herramientas»[4], que son cruciales para la determinación del patrón morfológico durante el desarrollo, al posibilitar la diferenciación celular en las distintas partes del embrión y la formación de órganos y estructuras anatómicas. Un mismo gen constructor puede estar regulado por diferentes interruptores en distintas partes del embrión. Estos genes constructores, una vez activados por sus interruptores en cierta parte del embrión, activados a su vez por proteínas procedentes del entorno celular, llamadas factores de transcripción (sintetizadas a su vez por transcripción de otros genes), ponen en marcha una cadena de activaciones o represiones de genes que acaba dando una estructura morfológica concreta. Esta regulación génica explica por qué, a pesar de que todas las células de un organismo pluricelular poseen exactamente el mismo genotipo, se diferencian en tipos celulares muy distintos en las diferentes regiones del organismo (variación epigenética).

La organización del embrión parte de diferencias de concentración en el huevo de ciertas moléculas aportadas por el organismo materno,

las cuales crean una polaridad que determina diferencias en la regulación génica de las células resultantes de la división del cigoto en los primeros estadios embrionarios. Esta ligera variación espacial aumenta y se complica en virtud de cascadas de activación o represión diferencial de genes en grupos de células cada vez más especializadas. El proceso es inimaginablemente complejo, pero se basa en principios de regulación de la transcripción génica muy sencillos, dilucidados hace tiempo en bacterias por Jacob y Monod. La complejidad del proceso viene dada por la operación diferencial y simultánea de centenares de proteínas reguladoras, en secuencias ordenadas por la activación o represión de genes reguladores. No sólo el desarrollo depende de la regulación génica; también la fisiología de los organismos adultos depende de la regulación de la expresión génica por proteínas reguladoras, hormonas y otras moléculas.

Morfogénesis y cambio gradual

La evolución mediante cambios en la regulación del desarrollo es poderosa porque permite que una mutación puntual en un gen constructor afecte a muchos procesos a la vez y de manera distinta en diferentes contextos celulares. Un cambio en un interruptor de un gen constructor puede afectar a todos los genes reguladores corriente abajo en la cascada regulatoria, y éstos a su vez pueden activar o reprimir numerosos genes codificadores de proteínas implicadas en el metabolismo celular. Además, los interruptores se organizan modularmente (es decir, funcionan de distinta manera en diferentes regiones del embrión). Si muta un interruptor que regula la actividad de un gen, ello sólo afecta al dominio controlado por dicho interruptor, no a todas las partes donde se expresa el gen. Así, los cambios favorables en la regulación de una estructura no tienen por qué tener efectos deletéreos paralelos en otras partes del organismo.

Pero la creatividad morfogenética no acaba aquí. Las modificaciones de la regulación que son lo bastante crípticas para no tener efectos fenotípicos significativamente negativos son una fuente inagotable de variación gradual. Dada la redundancia de muchas rutas reguladoras que acaban afectando al mismo proceso, se puede modificar una sin menoscabo de la viabilidad. Además, los interruptores que regulan la transcripción de los genes codificadores pueden combinarse de mil maneras, con lo que se genera variación, tanto espacial y temporal como de grado, en la expresión de muchos genes, y con ello variación fenotípica seleccionable. Existe una ingente cantidad de variación genética y morfológica (es decir, fenotípica)

latente en las poblaciones naturales que permite una respuesta rápida a las presiones selectivas nuevas. Y ello sin cambio alguno en ninguna proteína implicada en el metabolismo celular, sólo en proteínas que intervienen en la regulación de la actividad génica, o genes reguladores que no codifican proteínas. Estos cambios en los elementos reguladores del genoma que modifican el momento y el lugar de la expresión génica a lo largo de la ontogenia permitirían cambios no deletéreos susceptibles de ser favorecidos por la selección natural. El cuadro resultante, aunque algo más sofisticado en virtud de la embriología, la genética y la biología molecular modernas, no se aleja mucho del espíritu de las ideas originales de Darwin [5].

Desmarcándose del trasnochado pensamiento saltacionista y estructuralista de algunos críticos del darwinismo procedentes de este campo, Sean Carroll y otros biólogos del desarrollo de la nueva generación se presentan como firmes defensores de la vigencia del gradualismo darwinista, y como renovadores de la base empírica de la teoría de la selección natural. Como hicieron en su momento los neodarwinistas con la genética mendeliana, Carroll y compañía están intentando conciliar la biología del desarrollo con la teoría darwiniana, saldando así una cuenta pendiente de la síntesis. Lejos de debilitar el darwinismo, los avances de la nueva biología del desarrollo lo refuerzan (en contra de lo que proclaman algunos «deconstructores» de Darwin) [6]. Carroll reconoce el papel fundamental de la selección natural al definir una «novedad morfológica» como una estructura o patrón, o incluso un diseño corporal completo, con una nueva función adaptativa. Hay que entender la función adaptativa de las estructuras para llegar al porqué del funcionamiento de los genes reguladores [7].

Un argumento contra el gradualismo darwiniano es que si la ontogenia cambia a discreción sin más que modificar algún circuito regulador básico en la construcción del organismo (algo que parece fácil de conseguir en las moscas de laboratorio), entonces la selección se encuentra con morfologías radicalmente nuevas que no ha creado, y debe decidir qué hace con ellas. A lo sumo, puede pulirlas algo para hacerlas más viables, pero poco más. Este argumento viene a ser una nueva versión de las críticas de los mutacionistas de principios del siglo XX como Bateson, o los saltacionistas como Goldschmidt. Las formas nuevas surgen súbitamente por sí solas, y luego la selección las toma o las deja. Pero lo que la selección suele hacer con todos esos saltos al vacío en el espacio morfogenético es eliminarlos por ineptos o inviables. Una vez más, hay que subrayar que la teoría darwiniana postula que el cambio evolutivo se produce por selección natural de la

variación fenotípica existente, en un contexto ecológico. Si la variación se aparta demasiado del diseño arquetípico, el resultado suele ser el fracaso adaptativo. Los mutantes homeóticos de laboratorio (moscas con patas donde deberían estar las antenas, por ejemplo) son monstruosidades que, salvo raras excepciones, no se encuentran en la naturaleza[8]. Las modificaciones leves tienen muchas más posibilidades de prosperar si la selección las favorece.

Cajas de herramientas conservadas

Otro descubrimiento notable de la genética del desarrollo es que los genes constructores (entre los que figuran los famosos genes *Hox*, que determinan la diferenciación del eje anteroposterior de muchos animales) se han conservado prácticamente invariantes casi desde el origen de los animales pluricelulares. Resulta que las mismas «cajas de herramientas», apenas sin cambios, determinan el desarrollo de estructuras semejantes en organismos muy separados filogenéticamente. Por ejemplo, el gen que regula el desarrollo de los ojos en los mamíferos es prácticamente idéntico al responsable del desarrollo del muy diferente ojo de los insectos. Esto no quiere decir que ojos tan distintos vengan determinados por los mismos genes, sino que las señales que ponen en marcha su desarrollo son las mismas[9]. La explicación de este conservadurismo seguramente es que cualquier modificación de la función señalizadora de ciertos genes reguladores acarrearía más inconvenientes que ventajas, dadas las limitaciones impuestas por el control que ejercen sobre un número potencialmente elevado de genes diana[10].

La conservación de las «cajas de herramientas» ontogénicas ha sido esgrimida como argumento antidarwinista por ciertos divulgadores, para quienes el conservadurismo de las funciones de los genes maestros del desarrollo indica que la selección natural ha sido impotente para modificarlas. Pero, si se piensa bien, la teoría darwiniana predice la conservación de las señales ontogénicas. Para que la evolución por selección natural conduzca a nuevas adaptaciones, en lugar de limitarse a conservar las ya presentes, cada paso debe mejorar las posibilidades de supervivencia, aunque sea mínimamente. No basta con que el resultado final de varias mutaciones sucesivas sea una solución adaptativa: cada uno de los pasos intermedios debe proporcionar una ganancia de aptitud. La selección natural no tiene visión de futuro, por lo que no puede admitir ningún cambio que no proporcione una ventaja inmediata, o por lo menos no represente una desventaja. En el caso que nos ocupa,

esto implica que si se tiene una cascada de genes reguladores, el gen con el que no hay que hacer experimentos es el que está al principio de la cadena. Por eso la selección natural ha asegurado la conservación de las señales que intervienen en los estadios iniciales del desarrollo embrionario[11]. Es el principio de «si algo funciona bien, mejor no tocarlo» aplicado a las fases iniciales críticas del desarrollo[12]. Hay que decir, no obstante, que la selección no siempre promueve la conservación de la ontogenia temprana, que también puede modificarse con fines adaptativos. Es la selección natural la que promueve el conservadurismo o la divergencia, no leyes morfogenéticas inmanentes[13].

La conservación de los estadios embrionarios intermedios, que inspiró en Haeckel la idea de la «recapitulación» de la filogenia por la ontogenia, se explica del mismo modo. Para que la evolución proceda por pasos cortos sin trastocar procesos que ya funcionan bien, hay que volver a pasar cada vez por fases del desarrollo donde las células indiferenciadas ocupan posiciones relativas que condicionan su futura diferenciación independiente[14]. Estas fases son compartidas por multitud de organismos de ontogenia similar. La selección natural ha ido construyendo sobre los distintos módulos embrionarios así generados, y ha mantenido relativamente invariantes las fases previas.

Así pues, el conservadurismo ontogénico no pone en cuestión el mecanismo de la selección natural, sino que es una consecuencia esperable del mismo. Lo que la selección natural sí ha modificado es el órgano cuyo desarrollo se induce por una misma señal conservada. Si la selección natural fuera impotente, como aducen los antidarwinistas, ¿no deberíamos esperar que se hubieran conservado los ojos primigenios de los primeros metazoos bilaterales, sin apenas modificaciones, en lugar de diversificarse en los distintos tipos de ojo que observamos en los animales actuales? ¿No debería haber un solo tipo básico de ojo, en lugar de una amplia variedad de tipos muy diferentes? Los ojos han podido perderse más de una vez en el curso de la evolución, y vuelto a evolucionar en distintos grupos de organismos, codificados por genes diferentes. Pero las señales reguladoras han persistido de manera latente incluso en organismos que han perdido los ojos, como variación genética críptica, para más tarde ser cooptadas como activadoras de otros genes productores de ojos de nuevo cuño[15]. Crear toda una cascada reguladora *de novo* es mucho menos eficaz que aprovechar una ya disponible, aunque inoperante. Como decía el gran ecólogo Ramón Margalef, la evolución tiende a ser conservadora. Es fácil criticar retrospectivamente a Mayr y otros biólogos de la síntesis por haber ignorado el conservadurismo

de la regulación del desarrollo, pero ello no significa que estuvieran equivocados en cuanto a la primacía de la selección natural en la explicación evolucionista. Aunque sea cierto que la evolución de los distintos tipos de ojo no ha partido de cero cada vez, porque se ha conservado el mecanismo disparador ancestral, el grueso de la filogenia de cada tipo de ojo descansa sobre mutaciones de genes codificadores sometidos a procesos de selección que han conducido a diseños tan distintos como el de los ojos de una mosca y el de los ojos de un ratón. Las similitudes entre las funciones bioquímicas de genes homólogos en distintas especies no necesariamente implican que esos genes cumplen la misma función en todos los casos [16].

La tormenta provocada por el descubrimiento de la conservación de los genes *Hox* ha amainado y las aguas han vuelto al cauce de la selección natural. La similitud de los genes constructores de extremidades en moscas y ratones no implica que todas las extremidades sean homólogas (es decir, que se deriven de una misma estructura ancestral), y de hecho no lo son. Las diversas extremidades de los distintos tipos animales no evolucionaron a partir de protoextremidades presentes en el ancestro común de todos ellos. Más bien son productos nuevos de la reconversión de un circuito regulador muy antiguo y compartido por muchos linajes de metazoos [17]. ¿Y qué otro mecanismo puede haber echado mano de los circuitos reguladores disponibles para activar y desactivar genes de nuevo cuño, aparte de la selección natural? Una vez recuperados de la sorpresa del descubrimiento de los genes constructores conservados, seguimos necesitando un mecanismo que explique su reconversión, y ningún biólogo del desarrollo ha propuesto una alternativa a la selección natural [18].

En resumen, la genética del desarrollo nos enseña que la actividad de los genes puede variarse modificando su regulación, sin necesidad de cambiar su estructura. Muchos genes pueden mantenerse inalterados a lo largo de la evolución sin que ello impida la generación de nuevas formas. Las proteínas apenas cambian, pero su función se modifica por mutaciones localizadas no en los genes codificadores, sino en la parte reguladora del genoma a la que se asocian las moléculas reguladoras. Así pues, el diseño organísmico no evolucionaría tanto a base de mutaciones de los genes codificadores de proteínas —como creían los neodarwinistas de la síntesis— como mediante cambios en los interruptores genómicos de los genes constructores, lo que determina que dejen de responder a ciertas proteínas o respondan a otras nuevas, y se activen o repriman en tiempos o lugares distintos, lo que modifica la ontogenia de manera

más o menos gradual. Este gradualismo es posible porque cada mutación afecta sólo a uno de los múltiples interruptores de un gen constructor, con lo que el cambio se circunscribe a una región delimitada del embrión, porque las modificaciones derivadas de cambios en la regulación de un gen constructor pueden verse parcialmente compensadas por circuitos de regulación génica alternativos o redundantes, y porque, como veremos, hay mecanismos para acomodar los cambios al resto del organismo y garantizar su viabilidad. (Eso sí, no es el gradualismo de la síntesis, que postulaba mutaciones genéticas puntuales que alterarían gradualmente la estructura y función de las proteínas. Este gradualismo morfogenético tiene que ver más que nada con cambios en los interruptores génicos, en el ADN regulador, en el cuándo y dónde de la acción génica) [19].

Aun así, no está tan claro que los cambios en la parte reguladora del genoma tengan un papel evolutivo (adaptación y especiación) más importante que el de las mutaciones clásicas (las que afectan a genes codificadores de proteínas). Algunos genetistas de poblaciones han criticado la afirmación de los biólogos del desarrollo de que sólo las modificaciones reguladoras permiten evitar los efectos devastadores de los cambios en genes pleiotrópicos (es decir, que afectan a múltiples rasgos del organismo). Este aserto es la base de la conjetura de que los cambios en las regiones reguladoras del genoma podrían haber tenido más relevancia evolutiva que los cambios en los genes codificadores. Pero mecanismos alternativos como, por ejemplo, la duplicación génica permiten cambiar la función de una proteína por mutación de una copia de un gen, conservando la función pleiotrópica determinada por la otra copia. Numerosos estudios han identificado mutaciones estructurales en genes codificadores y han verificado funcionalmente su contribución a la adaptación y la especiación. La evidencia de mutaciones en regiones reguladoras del genoma es más bien escasa, y se refiere más a la pérdida de rasgos que a su adquisición [20]. También hay controversia en cuanto a los sustratos evolutivos de los rasgos morfológicos por un lado y los rasgos fisiológicos por otro. Algunos biólogos del desarrollo sugieren que la morfología puede evolucionar por cambios en la regulación génica, pero no así la fisiología, que tiene que ver más con las funciones metabólicas de las proteínas. Otros autores objetan que se tiene un conocimiento mucho más completo de los cambios genéticos que afectan a la fisiología que de los que afectan a la morfología, y replican que tanto las adaptaciones morfológicas como las fisiológicas probablemente se basen en una combinación de cambios estructurales y regulatorios [21]. Aunque la importancia evolutiva de los cambios en

las partes reguladoras y en las partes codificadoras del genoma, respectivamente, todavía no está del todo clara, ambos tipos de cambio permiten la adaptación por selección natural. Así pues, los mecanismos de la síntesis continúan estando plenamente vigentes[22].

Variación facilitada

La segunda línea de pensamiento de los biólogos del desarrollo prodarwinistas tiene mucho que ver con la evolución reguladora, pero propone la existencia de procesos o propiedades biológicas clave que, junto con la regulación génica, han permitido ampliar las posibilidades de variación fenotípica no deletérea apta para la selección natural. Esta idea se basa en la existencia de ciertas propiedades del funcionamiento celular que facilitan la producción de variantes fenotípicas funcionales, y resuelven el dilema darwiniano de la evolución de órganos complejos que implican gran número de genes. La tesis de la variación facilitada se basa en resultados recientes acerca del funcionamiento de la regulación génica, su modularidad y la exploración celular de posibilidades de desarrollo en los organismos pluricelulares[23].

La primera propiedad facilitadora de la evolución gradual es lo que se ha dado en llamar «ligazón débil» en la regulación génica. Los factores de transcripción (proteínas, hormonas, etcétera) no instruyen prescripciones rígidas en los procesos ontogénicos, sino que son bastante flexibles. No crean la respuesta de los genes codificadores de proteínas, sino que se limitan a activarlos o reprimirlos. Esta represión y activación de procesos complejos ofrece muchas posibilidades para la adaptación somática y la producción de variación fenotípica no deletérea. La respuesta misma puede ser extraordinariamente compleja e involucrar muchos tipos celulares y comportamientos elaborados, pero si es inducida por una señal simple puede modificarse en intensidad, localización y cronología sin más que un inhibidor o activador en una región o momento diferente. La selección natural no necesita reelaborar continuamente los procesos celulares complejos (lo cual conduciría a cambios deletéreos), sino sólo combinarlos de distinta manera y modificar su expresión temporal y espacial mediante simples cambios de función de las señales reguladoras.

La modularidad de las proteínas con partes reguladoras y partes funcionales o enzimáticas ha permitido la evolución de la ligazón débil. Se puede modificar una parte de la proteína sin cambiar otra, y se pueden combinar varias funciones en una misma molécula, lo que

permite incontables combinaciones de señales, como ya apuntaron hace tiempo Jacob y Monod con su modelo alostérico. Hay numerosas respuestas celulares complejas, y las señales reguladoras basadas en factores de transcripción no hacen sino seleccionar unas y no otras mediante activación y selección. En lo que respecta a la importancia evolutiva de la ligazón débil, se puede especular que al principio de la evolución de los organismos pluricelulares tuvieron lugar muchos ensayos con ligazón fuerte (es decir, que los genes de una célula determinaban directamente procesos metabólicos en otras células, en lugar de limitarse a bloquear o activar procesos programados). Estos experimentos probablemente fracasaron en un entorno competitivo (por selección natural) debido a la excesiva rigidez de estos sistemas de señalización instructiva [24]. La selección continuada a favor de la retención de ligazón débil habría facilitado la generación de variación fenotípica y permitido la evolución de nuevas funciones y conexiones reguladoras [25].

La gran ventaja selectiva de la ligazón débil (y la que más nos interesa aquí) estriba en que posibilita la plasticidad fenotípica o adaptabilidad fisiológica. Sin ligazón débil, los fenotipos estarían constreñidos y carecerían de capacidad de respuesta a los cambios del entorno. La ligazón débil puede aplicarse también al funcionamiento enzimático de las proteínas como catalizadoras de las reacciones metabólicas que mantienen la vida. Hoy se sabe que el centro activo de los enzimas, que es donde tiene lugar la reacción metabólica catalizada por la proteína en cuestión, no es tan específico como se creía, sino que puede acoplarse con distintas moléculas. La especificidad para el sustrato de la reacción catalizada viene dada en muchos casos por otra región de la misma proteína que se encarga de captar el sustrato y acoplarlo con el centro activo. Este control por proximidad permite cambiar el sustrato de un enzima sin alterar el centro activo, modificando únicamente la parte alostérica, que muchas veces es una secuencia corta de aminoácidos fácil de mutar. También aquí la ligazón débil entre sustrato y enzima facilita el cambio evolutivo gradual de la función enzimática [26].

Los promotores de la ligazón débil rebajan la trascendencia evolutiva de la conservación de señales. Para ellos, la ligazón débil implica que los procesos reguladores de la transcripción génica cambian continuamente, lo que ha hecho que se encuentren entre los más diversificados. Incluso bajo procesos ontogénicos aparentemente invariantes se esconden muchos cambios en los elementos reguladores implicados. El lugar y momento de la expresión de determinados genes pueden ser los mismos en especies de morfología similar, pero

las secuencias de bases de sus elementos reguladores pueden ser muy variables. Bajo una intensa selección estabilizadora, las funciones del desarrollo embrionario se mantienen, pero las secuencias reguladoras pueden cambiar, dada su ligazón débil con los procesos que inducen. De hecho, fenotipos adaptativos similares en organismos emparentados pueden venir determinados por elementos reguladores distintos[27]. Estos casos indican que la selección puede valerse de distintos procesos reguladores para conducir a una misma adaptación (un ejemplo de convergencia evolutiva). La implicación para el mecanismo darwiniano es clara: si las condiciones varían, un cambio rápido en las secuencias reguladoras podría, presumiblemente, modificar el tiempo y lugar de la expresión de un gen para dar un nuevo fenotipo viable (es decir, sólo ligeramente distinto del ancestral)[28].

¿Por qué los organismos no construyen circuitos simples de alta fidelidad en lugar de circuitos complicados resultantes de la acumulación de subcircuitos de baja fidelidad? La respuesta reside en la ligazón débil, que permite que los mismos circuitos puedan readaptarse para distintos fines. Sin apenas modificaciones, pueden interactuar con una variedad de procesos y funcionar en diferentes entornos y tipos celulares. Ahora bien, para que los circuitos de baja fidelidad funcionen tiene que haber redundancia en el sistema, de modo que un fallo en un circuito regulador no lleve a un fenotipo inviable. Buena parte del escepticismo hacia la capacidad del mecanismo darwiniano para generar cambios fenotípicos a base de mutaciones al azar y recombinación genética emana del supuesto de que los cambios genéticos deben provocar múltiples cambios específicos, complejos y simultáneos en distintas partes del organismo. Pero, según los defensores de la variación facilitada, la especificidad y la complejidad ya vienen dadas por los procesos conservados, así que sólo se requieren pequeñas mutaciones que modifiquen procesos reguladores versátiles para que los fenotipos experimenten cambios graduales no deletéreos. Una vez más, al resaltar la maleabilidad del fenotipo, la nueva genética del desarrollo viene a respaldar el gradualismo darwiniano[29].

La segunda propiedad fisiológica clave en la que se basa la idea de la variación facilitada es la exploración celular. En vez de tener que adquirir nuevas herramientas para nuevos retos medioambientales, los procesos exploratorios permiten ensayar con herramientas ya disponibles y seleccionar la más apropiada. Todos estos mecanismos comparten la propiedad de generar variación totalmente al azar y sin restricciones, seguida de una selección funcional entre los diversos

estados. Estos procesos son ejemplos fisiológicos del principio de que funciona mejor la selección de alternativas surgidas al azar que la instrucción directa por el ambiente. Un buen ejemplo es el funcionamiento del citoesqueleto (el conjunto de filamentos que dan forma a los distintos tipos de células). El citoesqueleto es muy plástico, y responde tanto a estímulos externos como a señales intracelulares. Estudios bioquímicos han mostrado que uno de los principales elementos del citoesqueleto se organiza por un mecanismo de ensayo y error. Ello implica la producción continuada de filamentos orientados al azar, seguida de la selección de aquellos filamentos que refuerzan la forma de la célula más compatible con su función. Esta estrategia exploratoria proporciona a las células una capacidad casi ilimitada para modificar su organización anatómica y una amplia capacidad de respuesta a los cambios del entorno. Si las señales externas cambian, el fenotipo celular puede adaptarse de inmediato. Y si se modifican otros procesos, el citoesqueleto dinámico puede adaptarse y producir fenotipos viables sin ningún cambio genotípico[30].

Otro ejemplo de estrategia exploratoria lo proporciona el desarrollo neuronal. La inmensa complejidad organizativa del sistema nervioso se construye a sí misma en virtud de unas pocas reglas operativas, que son lo único que debe estar codificado en los genes (lo que permite una gran economía genómica). Al principio del desarrollo las neuronas proliferan en varias direcciones formando el llamado cono de crecimiento, y se «suicidan» si no encuentran células diana adecuadas. Estas células son las que producen un «factor de supervivencia» que evita que las neuronas se autodestruyan. Dado que este factor se encuentra en cantidades limitadas incluso en las regiones apropiadas, habrá competencia por el mismo y selección neuronal. Aquí volvemos a encontrar un análogo de la selección natural darwiniana. Esta estrategia exploratoria facilita la evolución de nuevas morfologías, al permitir que cualquier cambio anatómico se asocie automáticamente con un cambio en la inervación de la nueva estructura sin necesidad de modificar la regulación del desarrollo del sistema nervioso. Además, el cerebro crea mapas de entradas de nervios sensoriales cuando éstos migran hacia los apéndices u órganos en desarrollo[31].

Algo similar ocurre con la construcción de la red de vasos sanguíneos durante el desarrollo embrionario, la reparación de heridas o el desarrollo de la placenta y el útero durante la gestación. Aunque la forma y la colocación de los vasos principales vienen determinadas genéticamente, los vasos menores se forman en virtud de un proceso

de crecimiento selectivo hacia células que segregan un factor de crecimiento. Los tejidos producen este factor en función de sus necesidades de oxígeno. Este proceso de retroalimentación funcional es responsable de la formación de la mayoría de los vasos, con lo que se asegura un suministro de oxígeno adecuado a todas las células. Las trayectorias de crecimiento son paseos aleatorios sesgados en la dirección correcta por las fuentes del factor de crecimiento. Esto permite formar nuevos vasos en cualquier momento y ante cualquier nueva necesidad. No se requieren señales ni procesos distintos de los implicados en el desarrollo del sistema circulatorio embrionario [32]. Las células precursoras de los músculos de los vertebrados también migran desde la vecindad de la columna vertebral hacia los apéndices más próximos. Allí se asocian con los huesos y el cartílago, con independencia de su conformación. Esta estrategia exploratoria permite acomodar el desarrollo muscular a una amplia variedad de anatomías óseas.

Todos estos procesos de adaptabilidad somática permiten que una mutación en la estructura ósea de una extremidad, por ejemplo, pueda traducirse en un resultado viable sin necesidad de ningún cambio adicional en otros aspectos del funcionamiento del organismo. La innovación morfológica puede así ser lo bastante importante para que el órgano o estructura adquiera una nueva función sin ser deletérea. La evolución de los apéndices corporales evidencia que en pocas generaciones pueden surgir nuevas funciones, pero para que la selección pueda actuar eficazmente, en cada generación debe haber cambios adaptativamente relevantes. Los cambios con efectos apreciables en la aptitud requieren la modificación simultánea de varios sistemas, lo que implica que su probabilidad sería ínfima si cada reajuste dependiera de una mutación genética separada. Éste era el dilema de Darwin con los órganos extremadamente perfeccionados. Pero, de acuerdo con la teoría de la variación facilitada, los procesos exploratorios rebajan los cambios genéticos requeridos para explicar la evolución de una nueva estructura u órgano. No hace falta que, en la evolución de una nueva estructura, todas las remodelaciones de la inervación, la irrigación, la musculatura y demás vengan dadas por cambios genéticos separados y mutuamente compatibles. La adaptabilidad que proporcionan los procesos exploratorios sustenta el cambio evolutivo rápido ante presiones selectivas nuevas, al facilitar la producción de fenotipos viables susceptibles de selección [33].

La tercera fuente de variación facilitada tiene que ver con la compartimentación o modularidad de la actividad de los genes reguladores en el desarrollo. Las células embrionarias poseen de

entrada una amplia gama de posibilidades de diferenciación (variación), y son las señales moleculares recibidas en una ventana de tiempo crítica las que determinan su suerte definitiva como células nerviosas, musculares, sanguíneas, etcétera (selección). La interpretación de las señales por la célula depende del compartimento embrionario donde se encuentre. El desarrollo parece consistir en el establecimiento de compartimentos cada vez menores dentro de otros mayores, y la diferenciación de la actividad génica dentro de cada uno[34]. Así, los distintos genes *Hox* se activan en compartimentos diferentes del embrión de cualquier animal bilateral, determinando el tipo celular que va a desarrollarse en cada uno de ellos a partir de la ligazón débil con muchos otros genes. Los compartimentos sucesivos se van diferenciando según la cantidad de señal que llega desde las proximidades. La compartimentación inicial viene dada por sustancias de origen materno presentes en el huevo. Esto dota al embrión de una suerte de anatomía invisible, un auténtico mapa de transcripción diferencial de genes que lo subdivide en sectores, que pueden o no solaparse, los cuales se multiplican a lo largo de los ejes anteroposterior y dorsoventral. Esta compartimentación es casi invariante en los animales bilaterales, y se manifiesta en la ontogenia intermedia, la llamada fase filotípica (cuando los embriones del mismo tipo taxonómico se parecen más entre sí).

Podría pensarse que esta conservación de los mapas embrionarios sugiere que la ontogenia constriñe las vías evolutivas disponibles, en el sentido de los Baupläne de Gould. Pero algunos biólogos del desarrollo de la nueva generación lo niegan de plano[35]. Aducen que los compartimentos del plan de construcción son lo bastante flexibles para permitir cualquier tipo de desarrollo dentro de cada compartimento, sin restricciones. Los genes constructores activados localmente pueden emplearse en diferentes combinaciones, cantidades y momentos. Los compartimentos pueden crecer o reducirse de manera independiente. La compartimentación o modularidad, al subdividir al animal en dominios independientes, permite que la evolución de estructuras en cada dominio pueda desconectarse de la evolución estructural en los otros, lo que mitiga los inconvenientes derivados de la pleiotropía, como ya hemos visto. La compartimentación de la expresión de un gen permite su regulación local para reducir los posibles efectos deletéreos. Es un producto de la selección natural en sí misma, y no de una ligadura ontogénica.

El mapa embrionario se conserva evolutivamente porque incrementa los grados de libertad de cambio dentro de cada compartimento, no porque los reduzca. Esto no deja de ser un

argumento de selección de especies (tan sólo las especies con mapas embrionarios compartimentados prosperan), pero puede interpretarse como selección individual clásica si los embriones no compartimentados son menos viables. En los albores de la evolución animal, cualquier tendencia a la compartimentación de la expresión génica pudo verse favorecida al traducirse en fenotipos más eficaces. La posterior facilitación de la evolución de nuevas formas, expresada como éxito diferencial de clados, sería consecuencia del establecimiento inicial de la compartimentación génica por pura selección individual[36]. Conviene recordar que la selección natural no sólo se ejerce sobre la fase adulta, sino que opera a todo lo largo de la ontogenia, desde el huevo hasta el adulto, pasando por el embrión y las fases larvarias, si las hay. La selección se basa en el éxito reproductivo diferencial de los fenotipos, y los fenotipos que produzcan huevos, embriones o larvas menos viables serán penalizados. La flexibilidad del desarrollo inicial del huevo ha permitido la innovación evolutiva del fenotipo embrionario temprano. El éxito evolutivo de una forma de vida atañe a todas las etapas de la vida del organismo. Los mutantes homeóticos son engendros de laboratorio que raramente se observan en la naturaleza, pero tampoco se observan embriones con graves alteraciones de sus circuitos reguladores, porque su desarrollo suele abortarse (los monstruos que llegan a nacer son mucho menos frecuentes que los que se malogran antes de que lleguemos siquiera a verlos)[37]. Esta selección de embriones también es selección natural, por lo que hablar de ligaduras evolutivas impermeables a la selección es un error conceptual. Las ligaduras también son producto de la selección, porque favorecen el desarrollo de embriones viables.

Un gradualismo renovado

El desarrollo es una fuente de posibilidades, no de restricciones, como proponía Gould. Pero además, las fases que anteceden a la fase filotípica también permiten una enorme flexibilidad evolutiva. En el huevo de *Drosophila,* sólo tres agentes inductores activan todo el plan de compartimentación espacial. Simulaciones por ordenador del funcionamiento de los circuitos reguladores necesarios para establecer el mapa embrionario sugieren que sólo funcionan ciertos circuitos, pero que son muy flexibles en cuanto a las condiciones para su puesta en marcha. Así pues, el mapa filotípico se conserva porque la selección natural, operando sobre todos los rasgos cuyo desarrollo depende de dicho mapa, lo mantiene invariante. La teoría de la variación

facilitada propone que la robustez del plan compartimentado y sus conexiones de ligazón débil con los procesos ontogénicos cruciales conservados son la clave de la facilitación de la variación adaptativa. Sin ligazón reguladora débil, la diferenciación en los distintos compartimentos no sería tan diversa como es. Sin compartimentación, toda la flexibilidad de la ligazón débil quedaría contrarrestada por la pleiotropía, y los procesos exploratorios se verían limitados por la falta de diversidad anatómica. Pero sin procesos exploratorios, la diversidad se restringiría a las células propias de cada compartimento [38] .

Las teorías de la evolución reguladora y la variación facilitada constituyen versiones diferentes de las implicaciones de los avances de la genética del desarrollo para la teoría evolutiva. Este nuevo conocimiento está haciendo que muchos problemas del darwinismo se esfumen. El gradualismo darwiniano ya no se basa sólo en mutaciones puntuales de genes codificadores, como creían los artífices de la síntesis, sino que se sustenta más en pequeños ajustes de los elementos reguladores del genoma que determinan cambios fenotípicos, cuya viabilidad viene asegurada por la variación facilitada. Estos fenotipos novedosos pero viables, y no los monstruos homeóticos, son susceptibles de selección natural. En este nuevo cuadro el gradualismo sigue vigente, pero se basa en mecanismos algo más complicados que las simples mutaciones de genes codificadores. En realidad, la nueva genética del desarrollo ofrece un respaldo reforzado al gradualismo darwiniano, al explicar cómo pueden producirse nuevos fenotipos viables susceptibles de selección natural. Como dice el ecólogo evolutivo Juan Moreno Klemming, la nueva síntesis del siglo XXI debe incorporar este conocimiento para edificar una estructura robusta donde el papel de la selección natural será fundamental. La pretensión de que hay algún mecanismo oculto en los procesos ontogénicos y celulares distinto de la selección no se sostiene a la luz de los últimos avances de la biología del desarrollo. La teoría de Darwin sale, una vez más, reforzada. La búsqueda de alternativas parece hoy más innecesaria que nunca [39] .

Plasticidad fenotípica

¿Cuánta variación genética seleccionable debe estar presente en los organismos para permitir la adaptación a un cambio medioambiental? Y si no hay suficiente variación disponible, ¿cuánto tardarán en aparecer las necesarias mutaciones genéticas mutuamente compatibles que permitan dicha adaptación? ¿Cuántos individuos portadores de las

variantes genéticas favorables se requieren para asegurar su perpetuación? Darwin vislumbró que los organismos parecían responder a los cambios en las condiciones ambientales adaptándose somáticamente, y que estas adaptaciones se transmitían de alguna manera a las generaciones sucesivas. Como antes Lamarck, pero con una concepción distinta, Darwin concibió una manera de transmitir la adaptación somática al material hereditario (su teoría de la pangénesis, la presunta existencia de partículas hereditarias —gémulas— presentes en cada órgano o estructura, que podían circular por todo el organismo y transmitir los cambios inducidos externamente a las células reproductoras). Más adelante, August Weismann, contemporáneo de Darwin y uno de los primeros darwinistas convencidos, postuló la imposibilidad de transmisión hereditaria entre el plasma somático y el plasma germinal (es decir, las células reproductoras), como se iba a confirmar al cabo de unas cuantas décadas. En contra de la teoría lamarckiana de la herencia y de la pangénesis, la «barrera de Weismann» excluía la posibilidad de que los caracteres adquiridos por adaptación somática se transmitieran a la descendencia. Pero esto dejaba sin explicar la observación común de que ciertos fenotipos modificados por el entorno eran objeto de selección y parecían transmitirse de una generación a otra. Darwin propuso una hipótesis falsa para explicar sus propias observaciones (luego ignoradas por la síntesis), pero fue un adelantado al considerar la importancia evolutiva de la plasticidad fenotípica. Cuando Darwin hablaba de herencia ligada al sexo o las condiciones de vida, se estaba refiriendo a la expresión de rasgos fenotípicos, no a su transmisión, y cuando se refería a la «acción directa de las condiciones de vida» o al «uso y desuso» no estaba hablando de herencia lamarckiana, sino de lo que ahora llamaríamos plasticidad fenotípica[40].

El problema de cómo explicar las aparentes consecuencias evolutivas de cambios fenotípicos inducidos por el entorno ha suscitado varias propuestas de solución. Una de las primeras fue la del psicólogo experimental James Mark Baldwin, quien en 1902 propuso una explicación de cómo la adaptabilidad fenotípica podía promover la evolución sin necesidad de herencia de caracteres adquiridos (lo que ahora se conoce como efecto Baldwin). En síntesis, la idea es que los rasgos adquiridos (como estar gordo o saber cantar) acaban seleccionándose porque los individuos que tengan mayor propensión genética a desarrollarlos (la tendencia a engordar o el oído musical) los adquirirán antes y con un coste menor (siempre que estar gordo o saber cantar le ayude a uno a dejar más descendencia). Si el entorno

presiona en cierta dirección, la variación genética existente seguirá la dirección del cambio, favorecida por la adaptabilidad fenotípica. La selección natural se verá asistida por la capacidad de respuesta a los cambios. Dicha plasticidad se mantendrá al venir determinada genéticamente y seguir siendo favorecida por la selección natural.

El genetista ruso Iván Schmalhausen amplió la idea de Baldwin con el concepto de «norma de reacción» de un organismo, que es el espectro de fenotipos expresado por un mismo genotipo a lo largo de un gradiente de condiciones ambientales (de temperatura, humedad, espacio, etcétera). La norma de reacción tiene un componente de adaptabilidad somática, pero también respuestas no adaptativas, lo que Schmalhausen llamó «morfosis». (Por ejemplo, en las moscas *Drosophila* sometidas a altas temperaturas los ojos crecen desmesuradamente, lo que no sirve para mitigar el calor). Tanto para Baldwin como para Schmalhausen, el cambio fenotípico no depende exclusivamente del cambio genético. Los componentes y procesos necesarios para producir la variación fenotípica inicial ya están presentes en la adaptabilidad somática definida por la norma de reacción. El genoma codifica la respuesta a las nuevas condiciones al permitir cierto arco de adaptabilidad. Sólo se requieren ligeros cambios en la regulación génica para estabilizar una respuesta genética no inducida externamente. El organismo puede contemplarse como un gran sistema exploratorio con múltiples opciones, de entre las que el cambio genético aleatorio estabiliza una solución particular relevante para las presiones selectivas.

Más tarde, el genetista británico Conrad Waddington propuso el concepto de «asimilación genética», que consiste en la incorporación genética de cambios fenotípicos inducidos externamente [41]. La idea es que la selección reduce la plasticidad fenotípica hasta que el fenotipo resultante se hace innato, con independencia de las condiciones ambientales. En las tres propuestas citadas, los genes permiten un espectro más o menos amplio de fenotipos, y este espectro puede mantenerse o reducirse por selección de genotipos en respuesta a presiones ambientales.

Más recientemente, Mary Jane West-Eberhard ha propuesto cuatro pasos necesarios para la evolución de un rasgo fenotípico nuevo [42]. En un primer paso, un cambio ambiental o genético suscita una respuesta preexistente y produce un cambio fenotípico, a veces brusco y radical. En esta fase inicial los cambios ambientales son más determinantes que los genéticos. Los rasgos del nuevo fenotipo pueden ser adaptativos, como en el efecto Baldwin, o no adaptativos, como en la morfosis de Schmalhausen. En una segunda fase, el organismo se

acomoda al cambio fenotípico a base de adaptabilidad somática, mediante los llamados «procesos conservados clave»[43], como la exploración celular, la ligazón débil o la compartimentación espacial y temporal de los procesos ontogénicos. En la tercera fase, la recurrencia de las condiciones ambientales que originaron el nuevo rasgo hace que una parte de la población siga expresándolo. En la última fase, la de acomodación genética, la selección favorece cualquier cambio genético que facilite la adquisición del rasgo en cuestión, haciéndolo más independiente del cambio ambiental (aunque West-Eberhard sostiene que el cambio fenotípico nunca queda totalmente bajo control genético, lo que diferencia su acomodación genética de la asimilación genética de Waddington). Según este modelo, el cambio genotípico sigue al cambio fenotípico, no lo precede. Como en las propuestas anteriores, aquí el cambio evolutivo viene facilitado por la plasticidad del fenotipo, no necesariamente por nueva variación genética.

West-Eberhard revisa así uno de los supuestos básicos de la síntesis, que es la idea de que los cambios del fenotipo siempre vienen dados por mutaciones previas del genotipo. Pero esto no menoscaba el papel clave de la selección natural. En primer lugar, la adaptabilidad somática que permite acomodar nuevos rasgos al resto del fenotipo tiene que ser una propiedad seleccionada por favorecer la vida cotidiana de los organismos[44]. De hecho, la adaptabilidad o plasticidad fenotípica es un rasgo clave para que el modelo funcione, y cuyo origen requiere explicación. ¿Cómo surgieron los procesos conservados de la función celular? Para todos los autores citados, está claro que la plasticidad fenotípica tiene una base genética y se ha mantenido por selección natural. En segundo lugar, la selección facilita su estabilización evolutiva *a posteriori*, al favorecer los cambios genéticos que la propician. West-Eberhard resta importancia a las mutaciones puntuales en genes codificadores y se la da a los cambios en los múltiples elementos reguladores que afectan más o menos directamente la expresión de un carácter. Todos los modelos basados en la plasticidad fenotípica presuponen una gran cantidad de variación genética mantenida en las poblaciones que afecta a cualquier rasgo fenotípico. En otras palabras, no se requieren mutaciones nuevas para determinar cambios fenotípicos. Esta propuesta es similar a la variación genética críptica, o la idea de que la flexibilidad de los procesos clave conservados permite mantener mucha variación genética que apenas afecta al fenotipo, y que sin dicha flexibilidad determinaría cambios deletéreos[45].

Sin embargo, hay una importante diferencia de énfasis entre el holismo de la plasticidad fenotípica y el reduccionismo de la genética

del desarrollo, según la cual determinados genes activan cascadas de interacciones reguladoras que inevitablemente acaban afectando al fenotipo. En lo que coinciden ambas propuestas es en la incompletitud de la visión neodarwinista en lo que respecta a las fuentes de variación seleccionable. Aquí la selección natural opera con fenotipos modificados externamente o que varían en función de cambios en la actividad de elementos reguladores, y no sólo con fenotipos modificados por mutaciones puntuales en genes codificadores. No hay nada en estas ideas que ponga en tela de juicio la centralidad de la selección natural[46].

Heterocronía

Los biólogos de la síntesis apenas prestaron atención a las propuestas de Baldwin, Schmalhausen y Waddington. Algunos críticos del papel evolutivo de la plasticidad fenotípica objetaron que la adaptabilidad somática no es heredable, por lo que es evolutivamente irrelevante, pero esta afirmación no tenía base empírica (como demostró Waddington). Se dudaba del poder de la adaptabilidad somática para promover auténticas innovaciones evolutivas, en lugar de meros cambios cuantitativos en un rasgo. Además, las propuestas basadas en la plasticidad fenotípica parecían presuponer que el organismo contiene de forma latente cualquier posibilidad de evolución futura. ¿Cómo podían surgir rasgos nuevos que fueran más allá de la norma de reacción del genotipo? Una manera de ampliar el espectro de variación fenotípica es expresar distintos fenotipos en fases diferentes del ciclo biológico. Las formas larvarias de muchos animales exhiben fenotipos radicalmente distintos de los adultos, con papeles ecológicos muy diferentes. Para pasar de un fenotipo a otro, estos animales deben experimentar procesos de metamorfosis en los que diferentes hormonas conectan unos circuitos de genes reguladores y desconectan otros. El mismo genoma puede leerse de varias maneras en diferentes momentos para alterar drásticamente el fenotipo. El momento de la metamorfosis viene determinado en unos casos por cambios ambientales y en otros por estímulos puramente internos. Gould y otros han propuesto que los cambios en la determinación temporal de las transiciones de un fenotipo a otro son un mecanismo alternativo de evolución morfológica[47]. Es lo que se conoce como «heterocronía», y consiste en retrasos o adelantos (o incluso la supresión total) de alguna de las fases del desarrollo.

Un ejemplo clásico de heterocronía es la desaparición del fenotipo adulto en el ajolote, una salamandra que alcanza la madurez sexual en

fase larvaria. Aquí la «novedad» morfológica consiste en la retención de rasgos larvarios (en particular la posesión de branquias) adaptativos para la vida exclusivamente acuática, no la adquisición de nuevos rasgos. La presunta presión selectiva que ha determinado esta eliminación de la fase adulta terrestre en las regiones montañosas de México es la combinación de bajas temperaturas y carencia de iodo, dos condiciones que bloquean la metamorfosis. No puede decirse, pues, que el nuevo diseño surja de golpe con una modificación de la ontogenia[48]. Darwin propuso el concepto de «gradualismo retrospectivo» para los cambios fenotípicos rápidos, pero explicables como modificaciones en conjuntos de rasgos evolucionados previamente de manera gradual (como sería el caso de la aceleración o el retraso de la fase reproductiva). Para Darwin, las diferencias entre juveniles y adultos evolucionan principalmente mediante pasos graduales, de manera que los fenotipos cuya expresión se ha modificado por heterocronía fueron en origen el resultado de una evolución gradual por selección natural. Por otra parte, los que, como Gould, aseguran que la heterocronía determina cambios evolutivos independientes de la selección natural, deben demostrar que el retraso o adelanto de la ontogenia no tiene consecuencias para la eficacia biológica de los fenotipos resultantes, y que éstos no son ni premiados ni penalizados por la selección. El ejemplo del ajolote sugiere que la selección natural pudo favorecer inicialmente la plasticidad en la cronología de la madurez reproductiva en respuesta a la variación térmica y la disponibilidad de iodo, permitiendo la supresión de la metamorfosis en ciertas circunstancias. Posteriormente, un cambio ambiental sostenido pudo determinar una acomodación genética que fijara la fase larvaria reproductiva. La heterocronía seguramente es producto de una plasticidad fenotípica previa en muchos casos, y aunque es verdad que la innovación morfológica heterocrónica suele basarse en la omisión más que en la creación de algo nuevo, puede ser la base de nuevas líneas evolutivas.

Otra manera de crear novedades evolutivas consiste en la determinación por factores externos de una alternativa fenotípica entre varias. Estos polimorfismos son irreversibles, al depender de bifurcaciones de la ontogenia determinadas por el entorno. Un ejemplo son las diferentes castas de los insectos sociales, fenotipos distintos correspondientes a un mismo genotipo que se expresan según la dieta suministrada en la fase larvaria (por ejemplo, la alimentación con jalea real determina que una larva de abeja se convierta en reina y no en obrera). La plasticidad y la posterior fijación de fenotipos alternativos por acomodación genética pueden ser la base de muchos

cambios evolutivos. Muchas especializaciones evolutivas, hereditarias por acomodación genética, pueden explicarse de esta manera. Un ejemplo es la determinación genética del sexo en mamíferos y aves. En los reptiles, en cambio, el sexo del embrión viene determinado por la temperatura ambiente. No hay diferencia genética entre machos y hembras, dos estados fenotípicos alternativos determinados por el ambiente durante el desarrollo. Hay un gen que controla la producción de una proteína reguladora de la síntesis de testosterona y estrógeno en función de la temperatura. En mamíferos y aves, los genes regulados por esta proteína se segregaron en cromosomas distintos, uno «masculino» y otro «femenino». En los individuos heterogaméticos (es decir, con cromosomas sexuales diferentes) la activación de los genes responsables de la producción de hormonas sexuales masculinas o femeninas se fijó como opción por defecto, sin necesidad de inductores ambientales. Los fenotipos masculino y femenino alternativos derivaron en genotipos alternativos mediante procesos de asimilación genética. ¿Hubo selección de estos procesos? Tanto en aves como en mamíferos, la determinación del sexo por la temperatura probablemente se hizo deletérea, porque la homeotermia no permite que las diferencias de temperatura ambiente influyan en la diferenciación sexual (todos los embriones se desarrollarían como machos, o como hembras)[49].

Selección facilitada

¿Cuánta variación genética apta para la adquisición o modificación evolutiva de órganos y estructuras debe estar presente en los organismos para permitir la adaptación? El caso es que la plasticidad fenotípica existente es tan amplia que permite una gran capacidad de respuesta a los desafíos del entorno sin necesidad de cambios genéticos. Esta plasticidad fenotípica, junto con la variación existente en los múltiples genes implicados en el desarrollo de cualquier rasgo, facilita, por asimilación o acomodación genética, la adaptación darwiniana a los cambios. ¿Cuánto tardará una población en disponer de las mutaciones genéticas necesarias y mutuamente compatibles para permitir la adaptación a nuevas condiciones ambientales? La respuesta es que la variación fenotípica inducida externamente incrementa la probabilidad de que la mutación genética sea selectivamente ventajosa para algunos individuos, al minimizar sus efectos deletéreos e iniciar el proceso de acomodación genética. ¿Cuántos individuos de una población deben ser portadores de una mutación para que ésta se seleccione? La respuesta es que un factor

ambiental puede afectar de inmediato al fenotipo de muchos individuos a la vez, mientras que una mutación genética sólo afecta inicialmente a un individuo. Los rasgos inducidos por el ambiente son relativamente inmunes a la eliminación por selección natural en comparación con los inducidos genéticamente, por lo que tendrán más posibilidades de persistir a pesar de los costes iniciales, con lo que se incrementa la probabilidad de acomodación genética favorable bajo selección.

La importancia de las ligaduras ontogénicas ha sido esgrimida por algunos críticos del darwinismo para poner en duda el programa adaptacionista o la primacía de la selección natural como mecanismo evolutivo[50]. Pero, como señalan los biólogos del desarrollo de la nueva generación, la evolución de cualquier rasgo fenotípico nuevo requiere tanto un origen en la variación ontogénica como un aumento de frecuencia por selección. Contraponer ontogenia a selección es como preguntarse qué determina la concesión del Premio Nobel, si la relevancia de la obra científica del ganador o el comité de selección de la Academia sueca[51]. Las ligaduras ontogénicas son una fuente de variación seleccionable, y los costes en eficacia biológica son el lado oscuro de la variación que posibilita cualquier cambio evolutivo por selección[52].

La lección de Baldwin, Schmalhausen, Waddington y West-Eberhard es que los organismos contienen una gran cantidad de novedad evolutiva latente derivada de su adaptabilidad fenotípica. Los organismos pueden expresar múltiples fenotipos de manera secuencial o simultánea, todos puestos a prueba en su entorno y, por ende, necesariamente viables y adaptativos. Estas vías ontogénicas alternativas pueden estabilizarse y alterarse fácilmente mediante ligeras modificaciones en los sistemas genéticos que regulan su expresión. La plasticidad fenotípica es una aliada de la teoría darwiniana al permitir una gama más amplia de variantes seleccionables, mientras que los mecanismos ontogénicos flexibles acomodan los rasgos novedosos al resto del fenotipo, aumentando con ello la probabilidad de su persistencia y modificación por selección natural gradual[53]. Tanto la biología del desarrollo como la plasticidad fenotípica permiten entender cómo pueden formarse nuevos fenotipos viables de manera gradual, y éste es el requisito principal para que la selección natural funcione, tal como la contempla la teoría darwiniana. El conflicto entre selección y *Bauplan* se resuelve considerando la enorme variedad de fenotipos viables posibles como resultado de la variabilidad ontogénica, mucho mayor que la obtenible por mera variación genética[54]. Ello significa que la

ontogenia no puede ser un factor limitante de las posibilidades evolutivas. La producción de fenotipos viables no depende sólo de la disponibilidad de mutaciones genéticas apropiadas, como creían los artífices de la síntesis, porque la selección tiene siempre a su disposición una amplia gama de variantes fenotípicas viables producidas por rutas ontogénicas alternativas y respuestas de acomodación de los cambios al resto del fenotipo. Ahora bien, si el desarrollo está virtualmente libre de restricciones, como se desprende de la plasticidad fenotípica, la variación facilitada y la evolución reguladora, entonces la selección natural es la principal responsable de los diseños evolutivos. Como lo expresó el propio Darwin: «Si un arquitecto fuera a levantar un noble y acogedor edificio sin el uso de piedras cortadas, seleccionando de entre los fragmentos en la base de un precipicio piedras en forma de cuña para sus arcos, piedras alargadas para sus vigas y piedras planas para el techo, admiraríamos su destreza y le consideraríamos el principal artífice. Pues los fragmentos de piedra, aunque indispensables para el arquitecto, tienen la misma relación con el edificio por él construido que la que tienen las variaciones fluctuantes de los seres orgánicos con las diversas y admirables estructuras finalmente adquiridas por sus descendientes modificados»[55]. La selección natural sigue siendo el auténtico arquitecto de la adaptación.

4
Monstruos esperanzados y equilibrios puntuados

Desde la publicación de *El origen de las especies*, y hasta el día de hoy, la explicación darwiniana de la asombrosa diversidad de formas de vida como resultado de un proceso gradual de selección natural de las variantes más aptas entre las pequeñas fluctuaciones individuales del arquetipo poblacional siempre ha suscitado incredulidad, incluso entre los científicos. La mayoría de evolucionistas críticos aceptan que el mecanismo darwiniano puede explicar la microevolución de razas y subespecies, pero no la macroevolución (es decir, la aparición de especies separadas). Desde genetistas como William Bateson o Richard Goldschmidt (el padre de la idea del «monstruo esperanzado») hasta paleontólogos como Steven Stanley o Stephen Jay Gould han argumentado que la macroevolución y la microevolución son procesos distintos, y que la segunda no puede explicar las pautas evolutivas a escala geológica[1]. Hay dos tipos de explicación alternativa. El primero, esgrimido sobre todo por genetistas del desarrollo, postula que la verdadera causa del cambio evolutivo son las alteraciones de los genes que determinan el plan de desarrollo básico de los organismos, y que estos cambios son de tal calado que escapan a la selección natural. El segundo argumento, enarbolado por Gould y otros paleontólogos afines, propone que la macroevolución es independiente de la microevolución, y que la primera depende más de diferencias en las frecuencias de extinción y especiación entre taxones.

Los nuevos saltacionistas

El primer argumento tiene mucho que ver con la concepción estructuralista de que las ligaduras ontogénicas son tan fuertes que la selección natural es incapaz de deshacerlas, de manera que cualquier cambio en el diseño básico de los organismos (el *Bauplan*) requiere una ruptura evolutiva, un salto cuántico morfogenético. Los saltacionistas sostienen que estas remodelaciones radicales y súbitas

de la ontogenia, totalmente ajenas a la selección de cambios genómicos pequeños, son la auténtica base de la especiación y, en definitiva, de las pautas macroevolutivas.

Richard Goldschmidt soliviantó al estamento neodarwinista cuando, en los años cuarenta, propuso que los cambios macroevolutivos no tienen nada que ver con las variaciones en las frecuencias génicas poblacionales (el objeto de estudio de la genética de poblaciones, el núcleo explicativo del neodarwinismo). En vez de eso, propuso un modelo alternativo según el cual los organismos sufrían alteraciones fenotípicas radicales, saltos en el morfoespacio, y se convertían en «monstruos esperanzados»[2] que canalizaban la evolución por vías radicalmente nuevas. La ortodoxia de la síntesis daba por sentado que los cambios fenotípicos radicales casi siempre son saltos al vacío, y que la variación de la que se alimenta la selección natural es tanto más fructífera cuanto más leve y gradual. Se suponía que la selección natural había pulido los fenotipos hasta adaptarlos óptimamente al medio, por lo que cualquier cambio radical se apartaría demasiado de dicho óptimo para el entorno local. Así pues, la ortodoxia sentenciaba que los monstruos no tenían ninguna esperanza de prosperar evolutivamente. Goldschmidt fue vilipendiado y condenado al ostracismo, pero en los últimos tiempos el saltacionismo ha experimentado cierto resurgimiento (quizás en parte porque Gould, siempre ávido de argumentos para rebajar el protagonismo de la selección natural en la teoría evolutiva, desempolvó las ideas de Goldschmidt y le dedicó algunos artículos vindicatorios). El nuevo saltacionismo, como el antiguo, cuestiona la «versión oficial» estrictamente gradualista de la teoría evolutiva y propone un mecanismo alternativo de evolución mediante saltos morfogenéticos.

Los neosaltacionistas suelen proceder del campo de la biología del desarrollo, pero es precisamente la nueva genética del desarrollo la que desmonta los argumentos estructuralistas y saltacionistas. La continuidad evolutiva de las «cajas de herramientas» y los mapas embrionarios indica que no hace falta invocar mecanismos inusuales o especiales para explicar la especiación. Carroll, por ejemplo, sostiene sin ambages que la extrapolación de la microevolución a la macroevolución está bien justificada, y que la macroevolución no es más que la microevolución contemplada a gran escala[3]. Para Carroll, las monstruosidades presentadas por Bateson como muestra de creatividad morfogenética no tienen ningún papel en el drama evolutivo. Aunque en teoría pudiera seleccionarse cualquier variación morfogenética, los monstruos de Bateson (como pueden ser los

mutantes homeóticos)[4] son por lo general menos aptos que los individuos normales y serían eliminados por la selección en las poblaciones naturales. Dichos saltos no sólo son evolutivamente improbables, sino innecesarios. Cambios tales como la transición de las aletas de los peces óseos a las patas de los tetrápodos implican numerosas modificaciones anatómicas y ontogénicas que no pudieron evolucionar en un santiamén, sino que han requerido millones de años de evolución reguladora[5].

La evolución de los genes llamados homeóticos (determinantes de la morfología animal) procede igual que la de otros genes de menor impacto, por mutación acumulada. Pero, además, resulta que estos genes son difícilmente modificables. La conservación de los genes *Hox* a lo largo de quinientos millones de años de evolución animal ilustra el enorme poder de la selección natural para mantener las cosas como están a pesar del bombardeo continuo de mutaciones. Si la selección natural ha sido capaz de propiciar cambios morfológicos increíbles, lo ha hecho jugando con los elementos reguladores del genoma para variar la cronología y la localización de la activación o inactivación génica. En otras palabras, los genes básicos que determinan el plan morfológico no cambian, sólo lo hacen las regiones del genoma que se encargan de su regulación.

La primacía de la selección

El gradualismo del cambio evolutivo predicado por Darwin se basa en que la evolución morfológica procede muy lentamente, no en que todos los cambios tengan que venir dados por micromutaciones de genes codificadores (como daban por sentado los neodarwinistas de la síntesis). Para algunos genetistas del desarrollo, los cambios en los genes constructores son la principal fuerza creativa en la evolución de la diversidad morfológica, desde la variación poblacional dentro de una especie hasta los *Baupläne* de Gould. Así pues, la evolución reguladora a nivel de especie se basta para explicar las pautas de la evolución morfológica a escala geológica[6]. Como propugnaba George G. Simpson (uno de los artífices de la síntesis) hace ya más de medio siglo, estos autores defienden a capa y espada que la macroevolución es la extrapolación de la microevolución a vastos periodos de tiempo, desmarcándose así de todas las elucubraciones de Gould, Eldredge y Stanley. Lo único que cambia algo es el sustrato genético del cambio evolutivo. Los genetistas de la síntesis se basaban sólo en mutaciones puntuales con efectos leves, en lugar de mutaciones de las regiones reguladoras del genoma, porque

desconocían cómo se regulaba la expresión génica. Pero la corrección de la teoría darwiniana no depende de una fuente concreta de variación heredable.

En la controversia gradualismo-saltacionismo, se tiende a confundir la *variación* morfogenética con la evolución morfogenética. Los biólogos del desarrollo de la nueva generación se han esforzado en demostrar que la variación morfogenética puede ser todo lo gradual que requiere el darwinismo clásico, pero, como he argumentado en el capítulo inicial, este requerimiento viene motivado en buena medida por la carencia de una teoría de la morfogénesis (lo que obligaba a hacer recaer sobre la selección natural toda la responsabilidad de la creación de nuevas formas). No me parece que los saltos morfogenéticos representen una amenaza tan seria para el darwinismo como pretenden algunos. Supongamos, por ejemplo, que el linaje de los lenguados y afines es la descendencia de un «monstruo esperanzado» en el sentido de Goldschmidt. Aun admitiendo que el diseño «monstruoso», con los dos ojos en el mismo lado de la cara, surgiera de golpe en un solo individuo, el fenotipo mutante todavía habría tenido que convertirse en el arquetipo poblacional. Parece improbable que tal cosa pueda ocurrir en una sola generación, ya que ello requeriría que sólo el mutante dejara descendencia, lo que implica una intensidad de selección irrealmente extrema. Por otra parte, la reproducción sexual obligaría al mutante a engendrar descendencia con parejas de fenotipo normal, con las consiguientes complicaciones derivadas de la recombinación genética (no todos los hijos del mutante heredarían el nuevo diseño). Conviene recordar que lo que evoluciona (en sentido darwiniano) son las poblaciones, no los individuos. Una cosa es la aparición de una novedad, y otra su implantación evolutiva. Por lo tanto, aunque la variación morfogenética sea discontinua, la evolución sigue siendo gradual.

El proceso evolutivo estrictamente gradual (uniformemente continuo y reversible) del darwinismo clásico es una idealización que seguramente no se corresponde con la evolución real (discontinua e irreversible). En cualquier caso, aunque convengamos en trasladar a la morfogénesis parte del poder creador absoluto que Darwin otorgó a la selección natural, ésta sigue siendo el juez supremo que dicta el destino de cualquier novedad evolutiva. Tanto si atribuimos la variación al «ruido» morfogenético, sin más, como si la explicamos por la deriva caótica de procesos complejos de autoorganización, la selección natural sigue siendo, con mucho, la principal responsable de que los organismos estén primorosamente adaptados a su modo de vida.

Selección de especies

Los saltacionistas no son los únicos que ponen en duda que la macroevolución sea una simple extensión de la microevolución. En vez de rechazar el gradualismo, otros cuestionan la centralidad de la selección individual en la teoría darwiniana, y postulan un mecanismo de selección a nivel de especies (macroevolución) independiente de la selección natural en las poblaciones de individuos (microevolución). Algunos filósofos de la biología contemplan las especies como individualidades en sí mismas, y no sólo como categorías o clases de individuos. Como entidades históricas, delimitadas en el tiempo y en el espacio, las especies nacen, prosperan y mueren, igual que los individuos (a diferencia de las categorías, inmutables y eternas por definición). Y como individuos, se supone que pueden ser objeto de selección. (Ninguna clase o categoría puede ser objeto de selección, dada su inmutabilidad. Los taxones superiores, al basarse en clasificaciones de especies, son arbitrarios en cuanto a su definición, y no poseen una identidad espacio-temporal definida). Según el filósofo David Hull, la individualidad es una condición necesaria pero no suficiente para constituir una unidad de selección[7]. Estoy de acuerdo, porque el argumento anterior omite una propiedad esencial que debe cumplir toda unidad de selección darwiniana: la reproducción. En rigor, las especies no se reproducen. Una especie puede crecer (en tamaño poblacional), pero no puede reproducirse. Las especies no se dividen en dos ni producen «esporas taxonómicas» de las que nacen especies hijas idénticas a la madre. Y sin reproducción no hay selección. Así pues, entiendo que no puede hablarse de selección de especies, al menos en un sentido estrictamente darwiniano, aunque el concepto pueda ser útil para tratar ciertos problemas evolutivos. (Alguien podría objetar que, en el caso de la reproducción sexual, lo mismo puede decirse de los organismos individuales, que pierden su identidad genotípica al reproducirse, de manera que, en rigor, cada individuo es irreproducible. De hecho, en este argumento se basan Williams y Dawkins para proponer que la auténtica unidad de selección es el gen y no el individuo. Pero ésta es otra cuestión, a la que dedicaré un capítulo entero).

La expresión «selección de especies» se refiere a un proceso evolutivo donde las especies ejercerían de unidades de selección, por encima de la selección individual dentro de una población. Este concepto se ha presentado como la piedra angular de una nueva teoría jerárquica de la evolución que vendría a reemplazar al darwinismo clásico, centrado en el individuo (entendido como organismo

individual)[8]. De acuerdo con esta concepción, puede haber objetos de selección a varios niveles: genes, organismos, grupos, especies e incluso taxones superiores. Todas estas unidades de selección poseen rasgos susceptibles de determinar su éxito diferencial en relación con otros objetos del mismo nivel jerárquico, aunque no todas sean «individuos» en sentido estricto. Los cambios en las abundancias de ciertos taxones sólo se consideran un caso de selección de orden superior si su éxito se contempla como consecuencia de la presencia de algún rasgo favorable distintivo. Sin rasgos selectivamente relevantes a nivel de grupo, especie o superior, las pautas observadas no tienen por qué requerir una explicación macroevolutiva particular.

Por lo tanto, la pregunta debería ser: la mayor o menor presencia de cierto carácter en el registro fósil, ¿se debe a selección individual o a selección de especies? A modo de ejemplo, consideremos el aumento evolutivo de tamaño en el linaje de los équidos (caballos y afines)[9]. ¿Son los équidos actuales más grandes porque en el pasado han surgido más especies de tamaño grande, y se han extinguido menos, que especies de tamaño pequeño, o porque la selección natural ha favorecido el aumento del tamaño individual dentro de cada especie? La otra clase de cuestiones que plantean los partidarios de la selección por encima del nivel organísmico es si un taxón superior exhibe mayor riqueza de especies porque cierto rasgo característico ha sido objeto de selección a ese nivel. Por ejemplo, la actual dominancia de las angiospermas (plantas con flores), ¿se debe a la selección de dicho rasgo en muchas especies, o a la mayor propensión de las plantas con flores a formar nuevas especies?

El que se puedan describir tendencias evolutivas a distintos niveles jerárquicos no significa que se deban a procesos de selección propios de cada nivel[10]. Tales tendencias pueden explicarse por procesos de selección que operan al nivel organísmico, pero se manifiestan a todos los niveles. (Un ejemplo puede ser la conducta agresiva individual, la existencia de grupos agresivos, y la prevalencia de especies con conductas agresivas. Las tres cosas podrían explicarse porque la selección premia a los individuos agresivos). En estos casos conviene adoptar la postura conocida como «reduccionismo pragmático»[11], que consiste en intentar reducir al mínimo indispensable los principios generales incorporados en el marco conceptual de las explicaciones evolutivas. Por ejemplo, cualquier propiedad de una molécula que pueda explicarse por las propiedades de sus átomos no requiere más explicación. De hecho, esto no es más que una variante del famoso principio de parsimonia, también conocido como la «navaja de Occam». Cabe preguntarse, pues, si la selección de especies

(suponiendo que tal concepto tenga algún sentido, aunque no sea estrictamente darwiniano) es congruente con este reduccionismo pragmático[12].

Aptitud emergente

Los partidarios de una teoría jerárquica de la evolución han introducido el concepto de «aptitud emergente» para referirse a la posibilidad de que ciertos rasgos individuales puedan ser objeto de selección a nivel de especie, en el sentido de que afecten a la frecuencia de diversificación de manera no reducible a las aptitudes relativas de los genotipos individuales[13]. Según los defensores de la selección de especies, el proceso puede analizarse en analogía con la selección individual, con variación heredable de un rasgo compartido por especies derivadas y ancestrales, y diferentes aptitudes medidas según la diversificación (diferencia entre especiación y extinción). La primera pregunta que cabe hacerse es si los caracteres asociados a la mayor diversificación taxonómica son los que determinan la frecuencia de especiación o sólo están asociados a otros rasgos que son los auténticos determinantes de la mayor diversificación[14]. Algunos rasgos se propagan por su asociación con grupos de especies exitosas, no porque sean ventajosos para sus portadores. Además, los caracteres que determinan la aptitud de las especies corresponden a organismos individuales. Y dado que la divergencia conducente a especiación está ligada a la selección natural, es ésta la que determina la frecuencia de especiación al operar más deprisa en unos taxones que en otros. Es de suponer que la selección individual también está implicada en la frecuencia de extinción. Por lo tanto, la aptitud de los taxones (especiación menos extinción) se deriva de la selección individual darwiniana. Si observamos que los taxones con determinado rasgo (tamaño pequeño, por ejemplo) prosperan más, no sabremos por qué ocurre esto si no bajamos de nivel[15]. Las especies compiten entre sí a través de los organismos individuales que forman sus poblaciones. Son los individuos los que consiguen sobrevivir y reproducirse, o no, y los portadores de los caracteres que determinan la aptitud. La selección requiere un mecanismo selector, y la competencia entre especies es casi siempre la expresión de la competencia ecológica entre los organismos individuales[16].

La selección de especies ha contado con bastante aceptación entre algunos paleontólogos de la cuerda de Gould. Por ejemplo, David Raup ha sugerido que las extinciones en masa son selectivas en cuanto a las morfologías de los organismos extintos, pero que dicha

selectividad a menudo invierte las tendencias generales en los periodos de extinción normal o de fondo[17]. La idea básica es que las especies se extinguen o diversifican por causas ajenas a los procesos de selección darwiniana clásica en las poblaciones que los constituyen. En esta línea, Steven Stanley ha defendido que los eventos de especiación generan variación morfológica interespecífica, y que las diferencias en las frecuencias de extinción o especiación determinan las tendencias morfológicas macroevolutivas[18]. Para Stanley, los cambios morfológicos por selección individual dentro de cada especie son irrelevantes: lo importante son las frecuencias de extinción y especiación, que atribuye a causas ajenas a la selección natural. Por último, Eldredge y Gould han abogado por la selección de especies para los casos en que el cambio evolutivo durante la historia normal de una especie (anagénesis) es demasiado lento para explicar la variación morfológica a escala macroevolutiva. La cladogénesis (separación de especies), ajena a la selección natural, vendría a cubrir esta laguna explicativa[19].

En la anagénesis, una única especie experimenta periodos de cambio seguidos de periodos de estabilidad. En la cladogénesis, el cambio implica ramificación en nuevas especies. Gould sostenía que la tendencia evolutiva en ambos casos tendría una explicación diferente. Pero la especiación es un hecho que sólo puede identificarse retrospectivamente. Nada de lo que sucede durante las ramificaciones laterales permite distinguir la anagénesis de la cladogénesis. Sólo hay especiación si se da un crecimiento posterior de ramas que perviven lo bastante para ser identificables como especies separadas.

Podemos suponer que los cambios morfológicos relativamente rápidos (ramas laterales horizontales del árbol filogenético) son una precondición necesaria para la especiación. La rapidez del cambio se ve afectada crucialmente por el tamaño del acervo genético; cuanto más grande más conservador, y más tiende a absorber los intentos de innovación sin dejar rastro. Un modo de reducir el acervo genético es dividirlo en dos partes, pero de ahí en adelante no se encuentra diferencia si la naturaleza descarta una de las dos. Es el cuello de botella de un acervo genético disminuido el que permite el cambio evolutivo rápido, no la presencia de dos o más cuellos de botella. Si hay especiación, entonces dos especies completas pasan a través de sus respectivos cuellos de botella; si no la hay, entonces una única especie atraviesa un único cuello de botella. Así pues, la cladogénesis asociada a una puntuación no puede entrañar un proceso diferente de la anagénesis, ya que la diferencia entre cladogénesis y anagénesis viene dada por las secuelas tras la puntuación.

Aún podría haber otra vía que dé sentido a la insistencia de Eldredge y (sobre todo) Gould en que es la especiación, y no la mera adaptación, lo que marca la diferencia en la macroevolución. ¿Qué pasaría si algunos linajes siguiesen un proceso de numerosas puntuaciones (produciendo muchas especies hijas en el proceso) y otros linajes no, lo que los haría más proclives a la extinción? Los neodarwinistas presuponen que las adaptaciones ocurren por la transformación gradual de los organismos dentro de linajes particulares, pero si dichos linajes no cambian por anagénesis, entonces las tendencias evolutivas a largo plazo de los linajes difícilmente pueden ser resultado de una transformación lenta. La versión de Gould es que la especie completa no se revisa por un rediseño, pieza a pieza, de sus miembros individuales, porque las especies como tales son inmodificables[20]. Las desviaciones en el espacio del diseño suceden a través de la extinción y el nacimiento de especies. Esto es lo que Gould y Eldredge llaman «separación de alto nivel», y que puede verse como selección de especies. Lo que Gould está haciendo es aplicar una idea fundamental del propio Darwin: la evolución no hace ajustes sobre linajes existentes, sino que elimina linajes completos y permite que prosperen otros. En lugar de dirigir la atención a la pérdida de genes concretos en los acervos génicos, o a la desaparición diferencial de genotipos concretos dentro de una población, se trataría de observar el ritmo de la extinción diferencial de especies completas y el «nacimiento» diferencial de especies dentro de los linajes.

Pero esto no tiene por qué ser incompatible con la tesis ortodoxa de que las especies se transforman por la vía del «gradualismo filético». Puede ser cierto que, como proponía Gould, algunos linajes generen muchas especies hijas y otros pocas, y que los primeros tiendan a persistir más que los segundos. También puede ser cierto que la mejor vía para apreciar la pauta macroevolutiva sea fijarse en las diferencias de «fecundidad de linaje», en vez de la transformación de los linajes individuales. Ésta es una propuesta digna de consideración, pero no refuta ni suplanta al gradualismo.

La importancia relativa de la selección de especies en el sentido de Gould está por determinar. Pero, como diría Dennett[21], no se trata de un gancho celeste. Después de todo, los nuevos linajes candidatos a la selección de especies surgen por la vía gradual estándar (a menos que sean monstruos esperanzados).

Pautas macroevolutivas

Los promotores de la selección de especies distinguen tres pautas macroevolutivas posibles: (1) *deriva de especies*, donde las tendencias morfológicas se deben a eventos de especiación y extinción totalmente aleatorios, (2) *selección de especies*, donde los caracteres morfológicos se propagan por sesgos en las frecuencias de especiación y extinción, y (3) *selección individual*, donde la probabilidad de especiación o extinción se explica simplemente por la aptitud individual (es decir, la evolución darwiniana convencional). Eldredge y Gould sugirieron que la especiación podría generar morfologías nuevas distribuidas al azar en el espacio de formas posibles. De esta variación isótropa, la selección de especies eliminaría una fracción sesgada en alguna dirección, determinando así una tendencia evolutiva [22]. Pero postular una generación aleatoria de novedades morfológicas no tiene sentido porque, aparte de las presiones selectivas, las ligaduras funcionales, genéticas y ontogénicas condicionarán el abanico de formas posibles. (Éste es un buen ejemplo de las contradicciones de Gould, quien defendía la relevancia evolutiva tanto de la contingencia como de las ligaduras de toda clase) [23].

La ecología tampoco respalda el papel evolutivo de la deriva de especies. Esta visión contingentista no tiene en cuenta que la especiación tiene lugar por aislamiento de poblaciones en entornos ecológicos diferentes y por preferencias de apareamiento. ¿Cómo puede eludirse la selección natural si todos los mecanismos de especiación propuestos tienen que ver con la segregación ecológica y las preferencias de apareamiento? El sesgo de la especiación en los casos interpretados como selección de especies por Gould y Stanley es explicable por presiones selectivas sostenidas que determinan una intensa selección individual [24]. Además, la selección de especies postulada por Gould y Eldredge se basa en cálculos de cladogénesis basados en el registro fósil. Pero, dado que los paleontólogos caracterizan las especies por su morfología, éste es un ejercicio tautológico: los enunciados «las especies vienen dadas por morfologías nuevas» y «la especiación se caracteriza por crear nuevas morfologías» forman un círculo vicioso [25].

Hay dos tipos de pautas macroevolutivas susceptibles de admitir una explicación en términos de selección de especies. Por un lado están las pautas en la frecuencia de cierto rasgo en un linaje dado. Un ejemplo clásico es la llamada regla de Cope, enunciada por el paleontólogo Edward Drinker Cope a finales del siglo XIX, que concierne al incremento evolutivo del tamaño corporal y/o la complicación de rasgos morfológicos como las cuernas de los ungulados (esgrimida por Gould como ejemplo de tendencia

macroevolutiva no atribuible a la selección natural)[26]. Se sabe que, aparte del aumento inevitable cuando se parte de tamaños pequeños propuesto por Gould, la selección sexual y social al nivel poblacional tiende a propiciar el aumento de tamaño de los machos, que por correlación genética arrastra el tamaño de las hembras[27]. Esta tendencia continuada al aumento de tamaño puede acabar reflejándose en tendencias a escala macroevolutiva. Así pues, escarbando bajo las presuntas tendencias macroecológicas suelen encontrarse las presiones selectivas convencionales a nivel poblacional[28].

La otra pauta macroevolutiva que parece explicable por selección de especies concierne a la diversidad diferencial de taxones (medida en número de especies). Para poder invocar la selección de especies en este caso, el paleontólogo polaco Antoni Hoffman postuló tres condiciones: (1) que los taxones, además de mostrar diferencias significativas en cuanto a riqueza de especies, sean monofiléticos y estén estrechamente emparentados, tengan una longevidad geológica similar y difieran en algún rasgo (el responsable de la pauta) invariante dentro de cada taxón; (2) hay que identificar una propiedad que contribuya a aumentar el potencial de especiación o la vulnerabilidad a la extinción de un taxón (sin esta condición no habría selección, sólo simple deriva de especies), y (3) que la pauta no pueda explicarse por selección individual ordinaria[29]. Williams añade la condición de que los rasgos considerados deben estar en relación directa con frecuencias de especiación y extinción independientes de sus efectos sobre la aptitud individual[30]. Es decir, sólo cuando los procesos de selección a diferentes niveles no van en la misma dirección puede hablarse de un papel independiente de la selección de especies o clados en la evolución de cualquier rasgo[31].

Por poner un ejemplo, Leigh Van Valen mostró que los géneros de mamíferos y de foraminíferos pequeños tienen mayor «aptitud» (medida por la diferencia entre frecuencia de aparición de nuevos géneros y frecuencia de extinción) que los de otros grupos[32]. Pero este estudio no satisface las condiciones de Hoffman. Para empezar, los grupos comparados no son monofiléticos. Tampoco está claro si el tamaño es el rasgo que confiere aptitud diferencial a los géneros, así que tampoco se cumple la segunda condición. El tamaño *per se* sólo es un correlato de otras características fisiológicas y ecológicas. Por último, es dudoso que las pautas de extinción y formación de nuevos clados puedan disociarse de la selección natural convencional. Así, los géneros de mamíferos de gran tamaño se extinguen más a menudo, pero ello puede obedecer a numerosas razones ecológicas que afectan

a la capacidad de las poblaciones de animales grandes para responder a las presiones selectivas aumentadas (elevadas necesidades energéticas, bajas fecundidades, tiempo de generación prolongado, relaciones sociales complejas, bajos tamaños poblacionales). El tamaño poblacional (medido en número de efectivos, no en biomasa) se asocia a la probabilidad de extinción. Los clados de mamíferos pequeños podrían diversificarse más porque sus efectivos se reproducen en mayor número y menor tiempo, lo que facilita la divergencia evolutiva. Además, sus poblaciones son más susceptibles de quedar separadas por los accidentes geográficos y otros factores, lo que facilita la especiación alopátrica [33].

Una teoría en busca de hechos que explicar

Tras una revisión exhaustiva de los datos existentes sobre pautas macroevolutivas, Hoffman concluyó que ningún estudio cumplía sus tres condiciones [34]. En vista de ello, resolvió que la selección de especies no es más que una teoría en busca de fenómenos que explicar. La explicación que se quiere ofrecer de las pautas macroevolutivas no tiene nada que ver con su necesidad, sino con la justificación de una teoría que prescinde de la selección natural [35].

La genética no respalda la deriva de especies. Para que este proceso fuera relevante, la vida de las especies tendría que ser corta en relación con la frecuencia de mutación. Pero las estimaciones de las frecuencias de mutación indican que la deriva de especies difícilmente puede tener fuerza suficiente para imponerse a la selección individual. Parece improbable que puedan evolucionar estructuras complejas por deriva de especies. Modelos matemáticos de genética de poblaciones indican que el potencial de la evolución anagenética es enorme, y desde luego muy superior a cualquier mecanismo que dependa de la deriva genética. Los genetistas de poblaciones están de acuerdo en que la selección siempre es mucho más potente que la deriva a la hora de generar tendencias evolutivas [36].

La selección de especies plantea los mismos problemas. En cualquier población de organismos de la misma especie suele haber muchos más alelos diferentes que especies en cualquier grupo taxonómico, de modo que la selección anagenética poblacional casi siempre se impondrá a la selección de especies. Muchos modelos de genética de poblaciones ponen de manifiesto la prevalencia de la evolución anagenética sobre la variación de «aptitud» a nivel de las especies [37]. Si la variabilidad genética es elevada debido a un bombardeo continuo de mutaciones, la evolución intraespecífica será

un proceso demasiado potente para dejarse dominar por cambios en la abundancia relativa de especies con rasgos fijos[38]. Imaginemos una especie que se ve dividida en dos poblaciones aisladas, adaptadas cada una a una fracción del espectro medioambiental de la especie. Si la variación genética es lo bastante grande y la selección lo bastante intensa, cada población evolucionará hasta adaptarse a todo el espectro de variación ambiental de la especie original. Si no es así, y una de las poblaciones se extingue, la evolución subsiguiente partirá de una población adaptada a sólo una fracción del espectro medioambiental de la especie original. En este segundo caso, la selección de especies habrá determinado el punto de partida para la evolución subsiguiente, pero esto sólo será posible cuando la tasa de extinción sea lo bastante alta para imponerse a la selección anagenética ordinaria[39].

La selección de especies cabalga sobre la selección individual en lo que se refiere a la mayoría de rasgos específicos. Ambos procesos son inseparables. No hay rasgos específicos emergentes que no tengan una relación directa con rasgos individuales subyacentes. Sólo cuando ambos procesos se oponen estaría justificado evaluar el papel independiente de la selección de especies. Numerosos modelos matemáticos sugieren que la selección de especies es demasiado lenta para imponerse a la selección individual. Además, los modelos se ocupan del cambio evolutivo, pero a menudo la selección natural es esencialmente conservadora. Ningún proceso basado en la especiación, que requiere miles de años como poco, puede imponerse a la selección individual normalizadora[40]. La selección de especies resulta muy atractiva para los esencialistas y los emergentistas, pero no puede serlo para los biólogos de inclinación más reduccionista que intenten basar sus explicaciones en mecanismos objetivamente comprobables. La afirmación de que la prevalencia de muchos rasgos se debe a su vinculación fortuita con frecuencias de especiación elevadas no tiene en cuenta que dichos rasgos no pueden haber escapado al filtro de la selección natural, que subyace como fuerza omnipresente e inevitable, de generación en generación. Otros rasgos propios de los clados que resisten a las extinciones masivas han prevalecido por estar asociados con la resistencia de los individuos a cambios ambientales más o menos drásticos y más o menos separados en el tiempo. Estos rasgos pueden ser ancestrales o derivados, y todos han surgido por selección individual convencional[41].

La macroevolución no deja de ser una panorámica que condensa incontables procesos microevolutivos cotidianos. A escala geológica se deja de percibir el mecanismo subyacente que opera incesantemente,

y sólo se aprecian tendencias vagas de las que se extraen conclusiones *a posteriori*, como si se hubiera descubierto un mecanismo real. Pero, como señala Moreno Klemming [42], esto no es más que una búsqueda ilusoria de la emergencia de algo totalmente nuevo, no reducible a ningún mecanismo subyacente. Tiene el atractivo de lo mágico, pero no es más que un truco de nuestra poderosa mente analítica.

Equilibrio puntuado

Darwin ya apuntó en un famoso pasaje de *El origen de las especies* que la evolución podía proceder a velocidad variable (eso sí, siempre lenta) y que las especies podían permanecer casi inmutables durante periodos de tiempo muy largos: «Muchas especies nunca experimentan más cambios una vez formadas [...] y los periodos durante los que las especies han experimentado modificaciones, aunque largos si se miden en años, probablemente han sido cortos en comparación con los periodos durante los que retienen la misma forma» [43]. Para Darwin, las especies cambiaban por anagénesis, y el cambio evolutivo no tenía por qué asociarse al origen separado de nuevas especies (cladogénesis). Pues bien, en los años setenta, los paleontólogos Niles Eldredge y Stephen Jay Gould propusieron una hipótesis «revolucionaria» acerca del cambio evolutivo: que la mayoría de las especies surgen abruptamente en el registro fósil como diseños nuevos ya completados, para permanecer inalteradas y ajenas a la selección natural durante el resto de su existencia [44]. Mientras que, según Eldredge y Gould, los darwinistas ortodoxos tendían a considerar todo cambio evolutivo como gradual, ellos afirmaban que la evolución procedía a saltos: largos periodos de estasis, sin cambio, interrumpidos por periodos breves de cambio súbito, llamados *puntuaciones*. Eldredge y Gould pretendían sustituir el modelo clásico de evolución gradual de nuevas formas por selección natural (anagénesis) por un modelo de cambios bruscos asociados a especiación que interrumpían puntualmente un estado estacionario sin cambios fenotípicos significativos. Para Eldredge y Gould, el cambio morfológico se concentraba en el fenómeno de la especiación, lo cual era algo que la teoría darwiniana al uso no podía explicar.

La idea del equilibrio puntuado se basaba en una hipótesis propuesta una década antes, en los años sesenta, por Ernst Mayr para explicar la aparición repentina de formas nuevas en el registro fósil. Darwin ya había ofrecido una explicación de este hecho, según la cual las variedades son inicialmente locales, lo que reduce la probabilidad de descubrir eslabones intermedios. Estas variedades locales no

ampliarían su área de distribución hasta haberse modificado considerablemente; y una vez dispersadas, si se descubren en una formación geológica, parecerá que han surgido allí de pronto, y se clasificarán como nuevas especies. A esta idea Mayr añadió su conocido modelo de especiación peripátrica[45]. Según Mayr, en la periferia del área de distribución de una especie es más probable que se desgajen subpoblaciones aisladas que, en razón de su pequeñez, exhibirían sesgos en la distribución de fenotipos, y estos sesgos, inducidos por las fuertes presiones selectivas en los límites ecológicos de la especie, propiciarían «revoluciones genéticas» conducentes a la formación de nuevas especies. Esta especiación en áreas marginales reducidas escaparía al registro fósil, y las especies de nuevo cuño sólo se detectarían cuando reinvadiesen el hábitat de sus ancestros, con los que ya no se cruzarían.

Así pues, la hipótesis no era tan original. Es más, en su primera versión, la tesis del equilibrio puntuado no se presentaba como una revolución, sino como una propuesta que venía a corregir una ilusión a la que habían sucumbido los darwinistas ortodoxos: los paleontólogos se equivocaban al pensar que la selección natural darwiniana debía dejar una memoria física de fósiles correspondientes a una gradación de formas intermedias. Pero más adelante, ya en la década de los ochenta, Gould decidió que el equilibrio puntuado era una propuesta revolucionaria después de todo, porque no se limitaba a ofrecer una explicación de la ausencia de gradualismo en la memoria física de los fósiles, sino que constituía una refutación del propio gradualismo darwiniano. De hecho, la idea era *demasiado* revolucionaria, y fue recibida con la ferocidad que el estamento científico reserva a los herejes. Gould dio marcha atrás, negando reiteradamente que él hubiera querido llegar tan lejos como afirmaban sus críticos. Ahora bien, ¿puede haber alguna otra lectura del equilibrio puntuado que justifique contemplarlo como una aportación valiosa a la teoría de la evolución?

La versión «dura» tardía del equilibrio puntuado pretendía invalidar de un plumazo la explicación neodarwinista de la macroevolución. Así, todo cambio macroevolutivo iría asociado a especiación, y ninguna especie podría transformarse en otra diferente por anagénesis. (La versión blanda inicial simplemente afirma que la tasa de cambio a lo largo de la evolución de un linaje puede variar sobremanera, algo que el propio Darwin y paleontólogos neodarwinistas como Simpson ya tuvieron en consideración).

¿Es especial la especiación?

El puntuacionismo duro se sustenta en dos principios básicos: (1) la especiación es un proceso evolutivo diferenciado (puntuación) que no tiene nada que ver con los cambios adaptativos que tienen lugar durante la existencia normal de las especies o poblaciones, y (2) existe una constancia o estasis (equilibrio) en las morfologías de las especies, que permanecen sin cambios significativos durante dilatados periodos de tiempo, a pesar de que se registran cambios ambientales a menor escala que la vida de las especies (algo que, según Eldredge y Gould, el gradualismo darwiniano no puede explicar)[46]. El problema con la especiación es dónde trazar la línea de separación entre lo que no pasa de ser una variedad y lo que ya puede considerarse una especie nueva. Vemos poblaciones que supuestamente pertenecen a la misma especie con diferencias extremas, y también especies separadas con toda una gradación de diferencias mínimas entre ellas. Las teorías de la especiación que cuentan con más partidarios implican la divergencia ecológica de poblaciones más o menos separadas, la evolución de barreras de esterilidad entre poblaciones separadas y la evolución de barreras de apareamiento en condiciones de coexistencia que impiden la hibridación. Sólo estudios detallados sobre fecundidad de híbridos y frecuencia de apareamientos cruzados permitirían discernir los umbrales de especiación, pero la mayoría de biólogos evolutivos no está por la labor[47].

¿Se puede asociar la especiación con divergencias morfológicas marcadas? No parece que sea así. En los mamíferos, por ejemplo, la frecuencia de especiación es mayor en los grupos de pequeño tamaño, en razón de la mayor subdivisión de sus poblaciones. Si la frecuencia de especiación como medida de la aptitud cladal fuera relevante para la evolución morfológica, la tasa de cambio evolutivo sería mayor en los clados de mamíferos pequeños, pero la pauta es justo la contraria: su morfología apenas cambia[48]. Hay casos que evidencian una transición gradual entre la variación morfológica intrapoblacional y la variación interespecífica. Un ejemplo clásico es la evolución del mimetismo en insectos y otros animales. Algunas especies imitan a otras que son tóxicas, con lo que disuaden a los predadores de comérselas. El naturalista Henry W. Bates, descubridor del fenómeno (de ahí la denominación «mimetismo batesiano»), conjeturó hace ciento cincuenta años que los cambios de coloración en una especie tóxica inducirían la evolución de nuevas especies miméticas. El saltacionista Richard Goldschmidt, en cambio, propuso que la variación de los patrones miméticos entre especies sólo podía deberse a macromutaciones y saltos cuánticos. Pero los estudios detallados de este fenómeno han mostrado que los genes que determinan el

mimetismo se expresan en mayor o menor grado, y que la divergencia entre razas o variedades de la misma especie puede extrapolarse perfectamente a las diferencias interespecíficas[49]. En la especiación no hay saltos morfogenéticos. El que la variación entre especies sea mayor que la intraespecífica puede querer decir simplemente que, cuando pasamos de una especie a otra en el registro fósil, la evolución anagenética ha tenido más tiempo para hacerse notar. La variación morfológica asociada a especiación varía mucho entre los distintos grupos de organismos (por ejemplo, en mamíferos es casi el doble que en reptiles y anfibios)[50]. Así pues, la correlación entre especiación y cambio morfológico puede ser nula o incluso inversa a la predicha por el puntuacionismo[51].

¿Se puede asociar la especiación con divergencias genéticas marcadas? Los estudios de distancias genéticas evidencian una transición gradual de la distancia genética entre poblaciones de una misma especie a la distancia genética entre especies separadas[52]. Por lo tanto, las barreras interespecíficas no parecen corresponderse con grandes saltos en distancia genética. Aun así, estudios recientes han aportado pruebas de que la divergencia genómica se correlaciona positivamente con el número de eventos de cladogénesis, lo que hasta cierto punto parece apoyar el puntuacionismo[53]. Los autores de estos estudios aducen que esta correlación no es la que cabría esperar si los eventos de especiación fuesen asimilables a la evolución anagenética. Pero el porcentaje de la divergencia atribuible a anagénesis gradual (cerca del ochenta por ciento) es casi cuatro veces mayor que la atribuible a cladogénesis, lo que es plenamente compatible con el gradualismo (eso sí, con un componente cladogenético significativo, aunque muy alejado de lo que querrían los puntuacionistas)[54]. Los estudios de evolución molecular no permiten determinar si es la divergencia la que propicia la especiación (lo que sería plenamente compatible con el neodarwinismo) o si, por el contrario, la divergencia es producto del propio evento de especiación, como predicen Mayr y los puntuacionistas. La asociación entre divergencia molecular y cladogénesis podría indicar simplemente que la selección natural cambia de intensidad a lo largo del tiempo y determina diferentes tasas de cambio, algo que ya sugirió el propio Darwin, o que la aceleración del cambio incrementa la probabilidad de cladogénesis por incompatibilidad genética o aislamiento ecológico. El primer caso es incomprobable mediante el estudio de la evolución molecular. No obstante, los casos de ausencia de correlación entre especiación y divergencia genética constituyen una prueba clave en contra de los equilibrios puntuados[55]. Por ejemplo, se ha

comprobado en peces que la divergencia morfológica y genética es muy similar entre los centrárquidos, con una baja frecuencia de especiación, y entre los ciprínidos, con una frecuencia de especiación elevada[56].

La hipótesis de Mayr de la revolución genética en poblaciones periféricas y aisladas, el único mecanismo de especiación propuesto para explicar el equilibrio puntuado, no tiene una base genética sólida. El «efecto fundador» en el que se basa supone que las poblaciones fundadoras están muy sesgadas en relación con el acervo genético de la población madre. Pero la divergencia genética en poblaciones aisladas, aunque observada a menudo, no es una base firme para el modelo peripátrico de Mayr, porque podría deberse a las presiones selectivas añadidas en los entornos marginales, sin ninguna revolución genética. Los estudios genéticos indican que los efectos fundadores no son relevantes. La reducción de variación genética en comparación con la población de origen probablemente es modesta incluso en grupos fundadores de sólo unas decenas de individuos[57]. En definitiva, aunque es cierto que puede haber poblaciones marginales desgajadas del núcleo central de una especie, y que tanto la deriva genética como la selección pueden inducir divergencia (sobre todo si las poblaciones periféricas son grandes, al revés de lo que creía Mayr), el concepto de revolución genética carece de fundamento. Además, la divergencia por deriva y selección también puede darse en poblaciones reproductivamente aisladas dentro del área de distribución de la especie, y no sólo en las poblaciones periféricas. El modelo peripátrico es aplicable en la medida en que las zonas periféricas son ecológicamente distintas (permiten una selección significativa) o garantizan el aislamiento genético. Para que se favorezcan cambios en la regulación del desarrollo no se requiere ni aislamiento ni un número de efectivos reducido, sólo presiones selectivas distintas. Sin revoluciones genéticas, el mecanismo de especiación puntuacionista propuesto por Mayr no es más que una versión del modelo clásico de especiación alopátrica (donde la selección natural tiene un papel predominante). Por lo tanto, no necesitamos ni azar ni revoluciones. El primer pilar del modelo puntuacionista no se sostiene, porque las puntuaciones ligadas a la especiación no son tales, sino más de lo mismo: evolución gradual divergente[58].

Estasis

El otro principio básico del puntuacionismo es lo que se conoce

como estasis, es decir, la estabilidad evolutiva prolongada de muchas formas en el registro fósil. El puntuacionismo da por sentado que la historia de las especies está dominada por la estasis, es decir, que los cambios a lo largo de la vida de una especie son mínimos y rara vez direccionales. Hay dos tipos de estasis: de caracteres y de especies[59]. La primera ha sido esgrimida por Gould como evidencia de una fuerza conservadora que atenaza la selección natural[60]. Pero la selección normalizadora puede ofrecer una explicación satisfactoria de la estasis de caracteres, sin necesidad de apelar a fuerzas ocultas. Esta clase de selección opera eliminando los extremos de la distribución fenotípica y favoreciendo los valores intermedios o más frecuentes.

Puesto que, como demostró Darwin en su libro sobre los efectos de la domesticación[61], la mayoría de los rasgos morfológicos pueden modificarse en pocas generaciones por selección artificial, la estasis fenotípica en poblaciones salvajes debe basarse en una ausencia de selección direccional, combinada con selección estabilizadora, pleiotropía o agotamiento de la variación genética[62]. La explicación más sencilla de la ausencia de selección direccional es la constancia del hábitat a lo largo del tiempo. (Esto puede valer para algunos fósiles vivientes cuyo hábitat es muy estable, como es el caso de las profundidades marinas donde viven los celacantos). Por otra parte, la selección natural premia a los organismos que buscan activamente su hábitat más favorable, y esa misma elección de hábitat les permite mantenerse en un entorno más o menos invariante. En los ambientes altamente fluctuantes puede haber una presión selectiva añadida en el sentido de aumentar la plasticidad en la elección de hábitat. De este modo, los organismos eligen por sí mismos su propio espectro de condiciones ambientales o, en otras palabras, el régimen de selección natural al que someterse. La selección natural establecería así una relación interactiva o dialéctica entre los organismos y su entorno[63]. En cualquier caso, la elección de hábitat puede reducir el cambio evolutivo al permitir a los organismos eludir nuevas presiones selectivas al cambiar las condiciones ambientales. Además, cuando algunas poblaciones experimentan cambios incipientes en respuesta a cambios ambientales, el flujo génico desde el grueso de la población puede demorar o impedir el cambio evolutivo.

Tampoco hay que olvidar que los organismos pueden moldear su propio entorno, y estas alteraciones inducen nuevas presiones selectivas. En el pensamiento darwinista clásico la relación entre organismo y entorno es unidireccional (los organismos se adaptan a los cambios del entorno), pero en realidad se trata de una relación bidireccional: los organismos inducen cambios en el entorno, que

induce cambios en los organismos, que inducen cambios en el entorno. Barnard apeló a esta idea para explicar la estasis de los fenotipos en el registro fósil. (Este enfoque ha derivado en la teoría de construcción de nichos[64]. En estos modelos, la selección natural previa favorece que los organismos modifiquen su entorno ecológico, representado por el medio físico y por los otros organismos que lo comparten, y estos cambios modifican a su vez las presiones selectivas que moldean la evolución futura de los componentes biológicos de los ecosistemas. De este modo, la selección natural se modifica a sí misma en un círculo completo de interacciones entre los organismos y su entorno físico y biótico. La teoría de construcción de nichos contribuye a una expansión del estudio de la selección natural y un refuerzo de su papel central en la evolución, al incluir entre las presiones selectivas que la originan efectos previos de su acción sobre los organismos). Así pues, la interdependencia coevolutiva entre organismos y entorno (en particular el entorno biótico) puede conducir a estasis, ya que cada cambio en una especie sería contrarrestado por múltiples presiones de su entorno[65]. Sólo una fluctuación medioambiental lo bastante brusca y acusada (una puntuación) podría llegar a romper dicha interdependencia. Es muy difícil que se produzcan cambios morfológicos bruscos cuando las condiciones ambientales apenas cambian y las comunidades de organismos, con todas sus interacciones ecológicas, se mantienen constantes. La coevolución y la selección normalizadora impiden cambios importantes en condiciones normales de relativa estabilidad ambiental. Los cambios del entorno no siempre son lo bastante bruscos o persistentes para determinar cambios morfológicos marcados detectables en el registro fósil, ya sea porque la selección es poco intensa o porque no tiene una dirección preferente. En muchas ocasiones es el clima el que exhibe cambios bruscos puntuales, y son tales cambios los que determinan una especiación morfológica detectable. Pero es la selección natural determinada por las puntuaciones ambientales la que conduce a dicha especiación.

West-Eberhard ha propuesto que la plasticidad fenotípica promueve la estasis morfológica. Al permitir la adaptación anatómica, fisiológica o comportamental a un espectro de entornos, no hay selección de genotipos, de manera que la morfología básica se mantiene inalterada, sin más que cambios en la expresión fenotípica que van y vienen con los cambios ambientales, sin ninguna dirección preferente a largo plazo[66]. La plasticidad fenotípica contribuye a la estasis porque permite a las especies independizarse de las fluctuaciones del entorno.

En cualquier caso, la estasis no es un fenómeno tan generalizado como pretende el puntuacionismo. En contra de las afirmaciones de Gould y Eldredge, el registro fósil está repleto de casos inequívocos de evolución gradual. Jeffrey Levinton, un paleontólogo que ha puesto especial empeño en demoler el puntuacionismo, ha descrito diversos ejemplos de evolución gradual en transiciones de unas especies a otras, e incluso entre géneros fósiles[67]. En realidad, cuanto más completo es el registro fósil, más se evidencia el carácter gradual del cambio evolutivo. Un buen ejemplo es la evolución gradual de los dientes y el tamaño corporal de los topillos europeos a lo largo del último medio millón de años[68]. Las transiciones graduales se aprecian mejor cuando el muestreo es lo bastante detallado, lo cual es tanto más factible cuanto más recientes son los depósitos. Los muestreos más espaciados en el tiempo tienden a mostrar transiciones «súbitas» porque se saltan los estadios evolutivos intermedios. Cuando se dispone de muestreos detallados a lo largo de series estratigráficas densas e ininterrumpidas, la evidencia apoya el gradualismo y el carácter anagenético de las transiciones entre series de especies; y cuanto más antiguo y menos detallado es el registro fósil, más parece respaldar el puntuacionismo. Pero hay que tener en cuenta que, para que pueda hablarse de equilibrio puntuado, no basta con presentar series de especies en estasis, conectadas por transiciones supuestamente súbitas a escala geológica. Esto puede significar simplemente que el cambio evolutivo puede acelerarse en determinadas coyunturas, no que haya habido especiación por cladogénesis. Y sin cladogénesis no hay puntuacionismo que valga[69]. Las aceleraciones y deceleraciones del proceso evolutivo ya fueron consideradas por el propio Darwin, así que esto no tiene nada de revolucionario.

Darwin vuelve a ganar

Los puntuacionistas presentaban a Darwin y a la mayoría de evolucionistas de la primera mitad del siglo XX como creyentes en un cambio evolutivo estrictamente gradual y uniformemente lento. Sin embargo, la visión darwiniana es perfectamente compatible con las presuntas evidencias de equilibrio puntuado aportadas por Eldredge y Gould. Las especies pueden evolucionar deprisa, y el cambio morfológico puede ser «súbito» (a escala geológica) en comparación con la historia evolutiva completa de las especies. El cambio puede concentrarse en una población restringida (aunque no necesariamente periférica) y afectar a un subconjunto reducido de la especie ancestral.

No hay ninguna evidencia de que Darwin creyera a pie juntillas en la constancia de la velocidad del cambio evolutivo. Hay numerosos procesos evolutivos que los darwinistas «ortodoxos» reconocen como rápidos y hasta «instantáneos» a escala geológica, como la selección sexual o la colonización de un nuevo hábitat. Stanley, puntuacionista militante, arremetió contra la llamada síntesis moderna por querer explicar la inmensa variedad morfológica de los seres vivos sólo mediante procesos anagenéticos extremadamente lentos. Pero la lentitud del cambio evolutivo ya había sido cuestionada por neodarwinistas como Haldane o Simpson (el paleontólogo más representativo de la síntesis). Este último llegó incluso a hablar de «evolución cuántica»[70], e insistió en que el cambio evolutivo podía pasar de imperceptiblemente lento a inusualmente rápido. La diferencia es que Stanley defendía que para explicar la aceleración evolutiva se requería algo inherente a la especiación (como las macromutaciones). Pero la cuestión de la lentitud ya había sido discutida en su momento por Haldane, uno de los máximos representantes de la ortodoxia neodarwinista[71]. Al crear un hombre de paja que pretendía representar la ortodoxia darwinista, Eldredge y Gould, recurriendo a menudo a la cita selectiva, invirtieron el tono de las presentaciones del pensamiento paleontológico en los libros de texto[72]. En realidad, la diferencia entre la práctica paleontológica convencional y el enfoque puntuacionista es que la mayoría de paleontólogos, Simpson incluido, consideran que el nivel de especie es prácticamente inabordable en el registro fósil. Los estudios genéticos y ecológicos han permitido constatar que la especiación puede completarse en apenas unos miles de años (un lapso «instantáneo» a escala geológica), que muchas especies apenas se diferencian externamente y que muchas otras son altamente polimórficas. Ningún estudio paleontológico serio puede inferir la especiación[73].

La versión dura del puntuacionismo es insostenible. Ni la especiación tiene nada de especial, aparte del obvio aislamiento reproductivo (por lo demás indetectable en el registro fósil), ni la estasis es un fenómeno inexplicable por la teoría darwiniana al uso. La selección natural determina cambios anagenéticos que pueden ser muy lentos o muy rápidos, como ya apuntara Darwin, y la divergencia ecológica puede traducirse en especiación, como predicen todos los modelos clásicos de aislamiento reproductivo. Si la cladogénesis implica cambio evolutivo es porque se asocia a una selección natural acelerada.

El retorno del monstruo esperanzado

Como los mismos Gould y Eldredge han señalado, las puntuaciones dependen de la escala. Hasta el gradualista más radical concede que la evolución puede tomarse un respiro de vez en cuando. Durante este periodo de estasis, las presiones selectivas deben ser conservadoras, manteniendo el diseño más o menos constante mediante el rápido descarte de cualquier «invento» que aparezca. Y allí donde surja una nueva presión selectiva veremos una respuesta adaptativa «súbita», una puntuación que interrumpe el equilibrio. Por lo tanto, en un principio, el argumento de Eldredge y Gould no pasaba de ser una observación interesante concerniente al *tempo* evolutivo, no al modo, así que no tenía nada de revolucionario. Una población aislada puede tardar milenios en dar lugar a una nueva especie, un proceso que puede parecernos glacialmente lento a la escala de una vida humana, pero un milenio no es nada a la escala del tiempo geológico. Esto lo saben todos los paleontólogos.

En realidad, los puntos de vista respectivos de Eldredge y Gould divergieron algo tras sus primeras colaboraciones. Gould decidió que la tesis del equilibrio puntuado era revolucionaria porque afirmaba que las puntuaciones no se correspondían con la evolución convencional, ya que no eran cambios graduales, sino *saltos* no darwinianos: «La especiación no siempre es la extensión de una sustitución alélica gradual y adaptativa para conseguir un efecto mayor, sino que puede representar, como argumenta Goldschmidt, un estilo diferente de cambio genético, tal como una reorganización rápida del genoma, no necesariamente adaptativa»[74]. Así pues, la especiación propiamente dicha no es un efecto de cambios adaptativos acumulados gradualmente, sino una causa que tiene una explicación propia, no darwiniana: «Pero en la especiación cromosómica, que da saltos, el aislamiento reproductivo es lo primero y no puede considerarse en absoluto una adaptación [...]. De hecho, podemos invertir el punto de vista convencional y argumentar que la especiación, al formar nuevas entidades de modo estocástico, aporta materia prima para la selección»[75]. Desde este punto de vista, la puntuación es un proceso «no darwiniano», al menos en parte. Si surgen nuevos *Baupläne* en una cascada adaptativa que se ha originado a partir de un salto en un rasgo clave, entonces puede decirse que el paso inicial del proceso no es darwiniano, dado que la selección no desempeña un papel creativo en el cambio clave.

Es este papel «creativo» de algo distinto de la selección lo que irritó a los colegas de Gould. Para entender esta reacción, hay que comparar los pasos en el *espacio de genotipos* (los cambios tipográficos en la biblioteca de Mendel)[76] con los pasos en el *espacio de fenotipos*

(las innovaciones en el morfoespacio) y luego evaluar las diferencias en un *paisaje adaptativo*. Como hemos visto, las relaciones entre la receta y el resultado son complejas, y hay muchas posibilidades. Un pequeño cambio tipográfico en el genoma podría tener un gran efecto en el fenotipo. Por otra parte, algunos cambios tipográficos pueden no tener efecto fenotípico alguno. Podemos tener organismos fenotípicamente indistinguibles con diferencias genotípicas significativas y, por otro lado, organismos con diferencias fenotípicas significativas y, sin embargo, casi idénticos genéticamente. Una sola mutación en un gen regulador puede crear un monstruo. Y también puede haber dos organismos casi idénticos tanto en fenotipo como en genotipo, pero con una gran diferencia en cuanto a aptitud (uno puede ser inmune y otro susceptible a alguna enfermedad, por ejemplo)[77]. Un gran salto en cualquiera de estos tres espacios es lo que se conoce como «macromutación».

Los términos «salto» y «macromutación» tienden a emplearse para describir un cambio conducente al éxito (un movimiento «creativo»), en virtud del cual la progenie pasa, en una sola generación, de una región a otra del espacio fenotípico. Es la idea del «monstruo esperanzado» de Goldschmidt. La notoriedad de la propuesta de Goldschmidt es que afirmaba que tales saltos eran necesarios para que se diese la especiación. Como ya hemos visto, esta propuesta fue rotundamente rechazada por la ortodoxia neodarwinista. Se daba por sentado que los saltos demasiado grandes en el paisaje adaptativo casi siempre conducirán al desastre. Goldschmidt admitió que esto era así en general, pero insistió en que las raras excepciones a esta norma eran los principales ascensores de la evolución.

Gould escribió más de un artículo donde vindicaba la figura de Goldschmidt, lo que hizo que muchos críticos interpretaran que el equilibrio puntuado era una teoría de la especiación inspirada en las macromutaciones de Goldschmidt. Pero Gould se cuidó de puntualizar que el único aspecto de la tesis de Goldschmidt que él apoyaba era la idea de que pequeños cambios genéticos tenían grandes efectos al alterar la regulación del desarrollo. No hay nada en la teoría de Darwin que excluya esta posibilidad, pero Gould no pudo resistirse a describir este hecho (posiblemente infravalorado) de la biología del desarrollo como una fuerza evolutiva creativa no darwiniana, relegando la selección a un papel secundario negativo (eliminación del inepto) y trasladando la creatividad evolutiva a la variación misma.

La puntuación no es el problema

La importancia evolutiva de los saltos ontogénicos es debatible, pero, en cualquier caso, Gould no prosiguió por ese camino, y zanjó la controversia declarando que el equilibrio puntuado no es una teoría de la macromutación: «Nuestra teoría no implica un mecanismo nuevo o violento, sino que sólo representa la ubicación a escala de los acontecimientos ordinarios en la vastedad del tiempo geológico»[78]. Así que todo fue una falsa alarma de revolución. Como ha señalado Dawkins, Gould y Eldredge desafiaron el gradualismo no mediante la presentación de una auténtica alternativa no gradualista, sino argumentando que la evolución, cuando ocurre, ciertamente es gradual, pero que la mayor parte del tiempo ni siquiera es gradual, sino nula.

Gould proclamó la muerte del gradualismo, pero ¿acaso no era él mismo un gradualista (aunque no se comprometiera con la idea de una velocidad lenta y constante de la evolución)? Su negación de que su teoría del equilibrio puntuado propugnara un mecanismo evolutivo a saltos sugiere que, en esencia, era un gradualista, aunque su discurso era contradictorio: «El cambio no ocurre habitualmente por alteración gradual imperceptible de especies enteras, sino más bien por el aislamiento de pequeñas poblaciones y su instantánea transformación biológica en nuevas especies»[79]. Estas palabras de Gould invitan a pensar que el cambio evolutivo no puede ser a la vez «geológicamente instantáneo» y «gradualmente imperceptible». Pero así es justamente como debe ser un cambio evolutivo sin saltos. Dawkins ilustra este punto con un experimento mental del biólogo George Ledyard Stebbins, consistente en imaginar un mamífero del tamaño de un ratón sometido a una presión selectiva a favor del incremento de tamaño, tan leve que sería indetectable: «En lo que concierne a los científicos que estudiasen la evolución sobre el terreno, estos animales no estarían en absoluto evolucionando. Sin embargo, los animales evolucionan, e incluso a este ritmo tan lento llegarían a alcanzar finalmente el tamaño de un elefante. ¿Cuánto tardarían? Stebbins calculó que, a ese ritmo evolutivo tan lento, alcanzarían el tamaño de un elefante en unas doce mil generaciones. Suponiendo que el tiempo de generación es de cinco años (más largo que el del ratón, pero más corto que el del elefante), las doce mil generaciones abarcarían unos sesenta mil años. Este lapso de tiempo es demasiado corto para resultar apreciable a escala geológica»[80]. Seguramente Gould no calificaría como una violación del gradualismo este cambio localmente imperceptible de ratón a elefante, pero entonces su propia oposición al gradualismo queda sin apoyo alguno en el registro fósil. De hecho, Gould admitió este punto, ya que por mucho que anhelara disponer de

alguna evidencia acerca de una aceleración evolutiva revolucionaria de alguna clase, el registro fósil sólo muestra periodos de estasis que sugieren que a menudo la evolución se detiene.

Pero entonces, el aspecto de la teoría del equilibrio puntuado que de verdad requiere explicación es la estasis, no la puntuación. Así lo acabaron entendiendo tanto Eldredge como Gould, quien, cómo no, reorientó en esta dirección su ataque contra la ortodoxia neodarwinista. Ahora bien, este camino también plantea problemas. En primer lugar, hay que evitar caer en el error del «panequilibrismo» [81]. Por llamativo y seductor que resulte el modelo de la estasis, se sabe que la mayoría de *linajes* no se ajusta a este modelo, ni mucho menos. La mayoría de los linajes se extinguen pronto, sin tener tiempo para instalarse en la estasis; sólo «vemos» una especie allí donde hay algo sobresaliente y estable en el registro fósil. El «descubrimiento» de que todas las especies exhiben estasis durante la mayor parte del tiempo es como el descubrimiento de que todas las sequías duran más de una semana: no hablaríamos de sequía si no fuera un fenómeno de larga duración. Así pues, decir que todas las especies exhiben estasis en mayor o menor medida es una tautología.

No obstante, en muchos casos la estasis puede ser un fenómeno real que requiere explicación. Aun así, la teoría darwiniana al uso puede ofrecer explicaciones adaptacionistas para la estasis de un linaje. Lo primero es que toda especie que se mantiene es —debe ser— un negocio que funciona, y un negocio que funciona debe ser conservador: casi todas las desviaciones de una tradición de eficacia probada por el tiempo están condenadas a la extinción. Por otro lado, ya hemos visto que la elección de hábitat (o «traslado de domicilio», como dice Eldredge) [82] puede ser una causa de estasis. (Dicho sea de paso, algunos casos muy claros de especiación invocan este fenómeno. Cuando el casquete polar se encogió tras un periodo glaciar, los límites de la distribución de algunas plantas asiáticas se desplazaron hacia el norte, «siguiendo» la frontera del hielo hasta cruzar el estrecho de Bering y quizá rodear el globo. Luego, cuando el hielo volvió a avanzar hacia el sur en la siguiente glaciación, las poblaciones asiáticas y norteamericanas quedaron desconectadas, con lo que se crearon hábitats aislados que divergieron en especies distintas. Pero cuando esas especies siguieron desplazándose hacia el sur en sus continentes respectivos, permanecieron sin cambios, debido a que viajaban con sus entornos favorables, en lugar de quedarse en el mismo sitio y adquirir adaptaciones al frío). También hemos visto que la plasticidad fenotípica y la coevolución ecosistémica contribuyen a la estabilidad de las especies. Está claro, pues, que la estasis no

representa un problema mucho mayor para los neodarwinistas que la puntuación.

5
Individualismo, egoísmo y sexo

Como hemos visto en los capítulos anteriores, el primer pilar del darwinismo, el adaptacionismo, ha salido incólume ante los ataques de los críticos, mientras que el segundo pilar, el gradualismo, aunque haya quedado algo tocado, también ha resistido. Pero quizá sea el tercer pilar sobre el que se sustenta el pensamiento darwinista, el individualismo, el que ha resultado más afectado, hasta el punto de requerir una reconstrucción en toda regla.

El pensamiento darwinista clásico gira en torno al individuo. Es sobre el individuo sobre el que se ejerce la selección natural: son los individuos los que sobreviven o mueren y dejan más o menos descendencia según la adecuación de sus rasgos físicos y comportamentales a sus condiciones y modo de vida. El individuo (es decir, el organismo individual) es la unidad de selección. En los últimos tiempos, sin embargo, la idea de que la selección natural actúa a múltiples niveles, y no sólo al nivel de los organismos o los genes individuales, cada vez cuenta con más aceptación entre los biólogos. Sin embargo, esta idea no es fácil de conciliar con la concepción estrictamente individualista del proceso evolutivo que siempre ha caracterizado al pensamiento darwinista. Por otra parte, la individualidad de algunas formas de vida es un concepto difuso y, por ende, también polémico. ¿La individualidad tiene grados? Para abordar esta cuestión presentaré aquí un nuevo esquema conceptual, basado en una concepción ampliada de la individualidad y unos criterios mínimos para que una entidad susceptible de selección pueda considerarse una «individualidad» en el sentido darwiniano. Dado que la palabra «individuo» suele asociarse intuitivamente al organismo individual, en la discusión que sigue reservaré este término para la individualidad organísmica, y me referiré a las unidades de selección de orden superior como «individualidades». En este nuevo esquema, la selección a niveles por encima del individuo-organismo se interpreta como la emergencia evolutiva de una individualidad de orden superior. Esta propuesta quizá permita zanjar de una vez por todas el

debate en torno a la unidad de selección.

¿Por qué el sexo?

La culpa de todo la tuvo el sexo. Fue la paradoja del sexo la que suscitó el interminable debate teórico acerca de la auténtica unidad de selección. Los biólogos siempre han sabido que, como procedimiento reproductivo, el sexo parece una complicación innecesaria. ¿Por qué no formar clones de uno mismo, como hacen tantos organismos unicelulares y pluricelulares (incluso algunos vertebrados), en vez de perder tiempo y energía en buscar una pareja aceptable que a su vez lo encuentre aceptable a uno? Pero éste es el menor de los costes del sexo. Para empezar, la reproducción sexual divide por dos la representación de los propios genes en la generación siguiente. Si damos por bueno el supuesto neodarwinista de que la selección natural favorece a los que legan más copias de sus propios genes a su progenie, entonces la reproducción sexual también tiene un coste genético. Por si esto fuera poco, el sexo reduce el potencial reproductivo de la especie, porque cada vástago requiere el concurso de dos progenitores. Además, los genotipos parentales se desbaratan y confunden en la descendencia, con la consiguiente pérdida de genotipos óptimos. Pero lo que más nos interesa aquí es que esto último implica que las identidades genotípicas individuales no se perpetúan. Todo individuo resultante de una fusión sexual es irrepetible. Su identidad genotípica muere con él. ¿Qué es, entonces, lo que se selecciona?

El individuo es una unidad selectiva y/o evolutiva. Lo primero significa que algún tipo de selección actúa directamente sobre la unidad. Lo segundo implica la perpetuación de cierta identidad. Mantener una identidad seguramente significa muchas cosas, pero podemos convenir en que al menos implica que algunas propiedades no deberían cambiar más allá de cierto intervalo de tolerancia. A efectos de evolución darwiniana, lo que nos interesa es la perpetuación de la identidad genética. A diferencia de los organismos asexuales, que se reproducen clonándose, los organismos sexuales pierden su identidad genotípica individual al reproducirse, de manera que la individualidad sobre la que en teoría se ejerce la selección (el macho o la hembra individuales) no se corresponde con la identidad que se perpetúa en la generación siguiente. Esto se ha contemplado como una paradoja, porque el sexo no parece reportar ningún beneficio adaptativo obvio a título individual[1]. A modo de solución, George Williams y luego (con mucho más impacto editorial) Richard

Dawkins propusieron que la auténtica unidad de selección no es el organismo individual, sino el gen. El argumento en el que se basa este seleccionismo génico es que, aunque las presiones selectivas se ejercen sobre los organismos, lo que de hecho se selecciona son sus genes, pues sólo éstos se perpetúan como tales (es decir, sin pérdida de identidad) en la siguiente generación [2] .

Si no fuera por el sexo, el seleccionismo génico no supondría ninguna ruptura conceptual con el darwinismo clásico. Los organismos asexuales producen clones de sí mismos, de manera que la identidad genética del individuo (su genotipo) se perpetúa en su descendencia. Aquello sobre lo que se ejerce la selección (el organismo individual) es lo que pasa tal cual a la generación siguiente, por lo que no hay ambigüedad alguna en cuanto a la unidad de selección. Pero los organismos que se reproducen sexualmente pierden sin remedio su identidad individual al reproducirse. Al recombinarse los genotipos de ambos progenitores, sus identidades genéticas se confunden en la descendencia, de manera que los hijos nunca son idénticos a sus padres. La reproducción sexual hace que selección génica y selección organísmica dejen de ser equivalentes, lo que, a ojos de los seleccionistas génicos, justificaba el cambio de unidad de selección.

El par macho-hembra como individualidad de orden superior

Pero trasladar la unidad de selección del nivel organísmico al nivel genético no resuelve el problema. Para empezar, como ha reconocido el propio Williams [3] , los genes no son entidades materiales, sino meros paquetes de información que no pueden interactuar directamente con el mundo físico. La distinción entre «interactores» y «replicadores» [4] , entre los cuerpos (sobre los que se ejercen las presiones selectivas) y los genes de los que son portadores, es pertinente, pero no permite soslayar la paradoja del sexo: la no correspondencia entre los presuntos objetos de selección (los organismos, cuya identidad viene dada por un genotipo individual transitorio) y la identidad que se perpetúa en la generación siguiente. Por otra parte, hay que señalar que, aunque la reproducción sexual no es conservativa en cuanto al genotipo, sí lo es en cuanto al genoma, el conjunto de genes que define cada especie. La transitoriedad de los genotipos individuales no impide que nuestros hijos sean seres humanos como nosotros, y no chimpancés o lagartijas. La «identidad de especie» sí se perpetúa en la generación siguiente. Lo que ha venido confundiendo a los teóricos es que, desde el punto de vista del progenitor individual, la reproducción sexual no parece tener ningún

valor selectivo inequívoco que pueda compensar los presuntos beneficios inmediatos de la opción asexual. Ahora bien, como ya sugiriera August Weismann hace más de un siglo, el sexo no incrementa directamente la aptitud media, sino la varianza de la aptitud y, por ende, la respuesta a la selección[5]. En otras palabras, los individuos que se reproducen sexualmente tienen progenies más variables, lo que posibilita que su descendencia se adapte más deprisa. Pero lo que se selecciona en el caso sexual no es un clon de aptitud óptima, sino un clado (es decir, un conjunto de organismos emparentados por vía de descendencia) con un acervo genético compartido. En otras palabras, los beneficios del sexo meiótico se recogen a los niveles de clado y de gen (ambos unidades de selección en el sentido de Williams)[6].

Así pues, si queremos resolver la paradoja del sexo tenemos que restaurar la correspondencia entre la individualidad objeto de selección y la identidad seleccionada. Ello no se consigue descendiendo al nivel de los genes, sino ascendiendo por encima del nivel organísmico. Lo que tenemos que hacer es definir una individualidad de orden superior tal que los genes seleccionados definan la identidad colectiva que se perpetúa en la generación siguiente[7]. ¿Cuál es, entonces, la individualidad relevante a efectos selectivos cuando de reproducción sexual se trata? Ya no es el macho o la hembra por separado, sino el grupo mínimo constituido por una pareja de progenitores (de cuyo éxito reproductivo conjunto depende la continuidad genética de ambos). Y la identidad que se perpetúa ya no es la genotípica, sino la definida por un genoma reproductivamente compatible y un acervo genético conjunto; en otras palabras, la identidad de especie.

Sexo y capacidad de anticipación

La respuesta adaptativa de las especies a los cambios de su entorno requiere adaptabilidad. Para una forma de vida cuyo ciclo vital se completa en cuestión de días, la variabilidad proporcionada por las mutaciones aleatorias del genoma puede bastar para proporcionar a sus poblaciones una adaptabilidad suficiente para evitar la extinción, sobre todo si la impredecibilidad del entorno obliga a producir el mayor número posible de descendientes en el menor tiempo posible. En esas condiciones la reproducción asexual será a menudo una estrategia más conveniente que el sexo meiótico biparental. Pero cuando el tiempo de generación se alarga, la inercia evolutiva de las poblaciones aumenta, lo que hace necesaria una fuente de variación

suplementaria que evite la pérdida de adaptabilidad darwiniana. La recombinación genética permite obtener genotipos nuevos a partir del acervo genético existente sin tener que esperar a que surjan novedades por mutación, lo que puede explicar la prevalencia de la reproducción sexual en las especies de vida larga y desarrollo lento, con independencia del tamaño o la fecundidad[8]. Se comprende así la intrigante correlación entre sexualidad y complejidad organísmica. En realidad, esta correlación es acausal: el parámetro relevante no es la complejidad en sí, sino el tiempo de generación. Lo que ocurre es que las formas de vida más complejas (como las aves y los mamíferos, atados a la reproducción sexual) suelen ser también las que tienen tiempos de generación más largos.

Lo que aporta el sexo a los organismos de tiempo de generación prolongado es una ganancia de *independencia de la incertidumbre del entorno*[9]. Para mantenerse idéntico a sí mismo con independencia de las veleidades del entorno y evitar la extinción, un sistema vivo no puede limitarse a aislarse del mundo, porque todo sistema aislado tiende al equilibrio termodinámico (es decir, la muerte). Estar vivo implica mantenerse en un estado estacionario alejado del equilibrio termodinámico, lo cual requiere un intercambio de información entre sistema y entorno que garantice la adaptabilidad. Ahora bien, ¿qué ocurre cuando la adaptabilidad del sistema vivo es insuficiente para proporcionarle la capacidad de anticipación que requiere un entorno impredecible? En tal caso el sistema vivo no podrá persistir sin sacrificar su identidad. Deberá instalarse en un nuevo estado estacionario compatible con la nueva estructura del entorno. En otras palabras, para recuperar su independencia de la incertidumbre del entorno deberá adoptar una nueva identidad, aunque ello implique la emergencia de una individualidad de orden superior[10].

¿Cómo puede «inventar» la evolución nuevos estados estacionarios? Hay dos modos fundamentales de innovación evolutiva: la remodelación fenotípica y la asociación.

Cualquier mutación que tenga algún efecto fenotípico implica un eventual nuevo estado estacionario. Las innovaciones así surgidas pueden difundirse después si la selección natural favorece su multiplicación.

El otro modo de crear nuevos estados estacionarios consiste en integrar dos o más estados estacionarios separados en uno solo. En otras palabras, la asociación para crear una nueva individualidad a un nivel de organización superior. Las asociaciones viables pueden ser entre individualidades idénticas o emparentadas (sociedades en sentido amplio) o entre individualidades no emparentadas (simbiosis).

A diferencia de las mutaciones, las asociaciones permiten ascender en la jerarquía de niveles de organización de la materia viva. Las individualidades de orden inferior (células, organismos) sacrifican algo de su independencia a cambio de pertenecer a una totalidad más independiente de la incertidumbre del entorno que sus integrantes por separado.

La identidad colectiva de una individualidad construida por asociación puede ser tan robusta que su nueva cohesión se haga irreversible. Es el caso de la pluricelularidad y, en el nivel jerárquico inmediatamente superior, las sociedades de insectos[11]. Los logros más sofisticados de la evolución biológica (como el sistema inmunitario o el aparato cognitivo capaz de aprender de la experiencia y resolver problemas nuevos) se comprenden bien a la luz del criterio de independización creciente de la incertidumbre del entorno. La evolución del sexo también admite una interpretación en los mismos términos.

La idea de identidad individual implica un conjunto de propiedades que permiten a la individualidad viva ser idéntica sólo a sí misma. En los organismos asexuales, cuya progenie es un clon, esta identidad viene dada por el genotipo del organismo individual. Pero los organismos sexuales pierden su identidad genotípica al reproducirse. El sexo permite mantener un acervo de alelos amplio, compartible por el conjunto de la población, lo que incrementa la gama de genotipos posibles por recombinación genética y, con ello, la capacidad de anticipación del sistema vivo a los cambios del entorno (en particular el entorno biótico). Pero esta ganancia de capacidad de anticipación implica renunciar al mantenimiento de la identidad genotípica, porque el sexo desbarata los genotipos parentales y los confunde en la descendencia. De ahí que, desde la perspectiva radicalmente individualista del darwinismo «ultraortodoxo», la reproducción sexual plantee una paradoja evolutiva.

Sexo y selección de grupo

Como ya he dicho, el pensamiento darwinista gira en torno al individuo como unidad de selección. Sin embargo, el propio Darwin apeló al bien de la comunidad para explicar la existencia de castas estériles en diversas especies de insectos sociales. Este hecho plantea dos desafíos separados a la teoría darwiniana. En primer lugar, si estas castas no se reproducen, ¿cómo pueden adquirir diferencias adaptativas respecto de la reina y los machos (que sí se reproducen)? Si unos organismos que no se reproducen individualmente pueden

evolucionar, ¿no significa esto que la selección funciona al nivel superior de la colonia entera como una totalidad? Para responder a esta pregunta, Darwin recurrió una vez más a la analogía con la selección artificial de animales domésticos. Así como un criador puede mejorar la constitución de los animales castrados (criados para el trabajo o la obtención de carne) cruzando los individuos fértiles que generan los rasgos deseados en los castrados, las pequeñas modificaciones morfológicas, fisiológicas o conductuales relacionadas con la condición estéril de ciertos miembros de la comunidad (que han contribuido a incrementar el éxito reproductivo de los machos y hembras fértiles) se han seleccionado a través de la transmisión a la descendencia fértil de una tendencia a producir individuos estériles con las mismas características.

El segundo desafío es el origen de la esterilidad misma. ¿Cómo puede la selección favorecer la reducción de la capacidad reproductiva individual? Está claro que las obreras estériles no pueden estar promoviendo su éxito reproductivo individual, pero su trabajo beneficia a la colectividad. A primera vista, la evolución de castas estériles parece difícil de explicar si no es por selección de grupo, pero esto contraviene el principio darwiniano del individuo como único objeto de selección. De hecho, Darwin consideraba que las castas estériles eran una dificultad que podía resultar fatal para la teoría entera, y no se le ocurre nada mejor que ofrecer una explicación en términos de beneficio comunitario: «Si hubiese sido provechoso para la comunidad que cada año naciera cierto número de individuos capaces de trabajar, pero no de procrear, no puedo ver ninguna gran dificultad en que esto se hubiese efectuado por selección natural»[12].

La expresión «provechoso para la comunidad» parece invocar la selección de grupo, pero ésta es una lectura moderna de las palabras de Darwin. Como mucho, se podría decir que Darwin trata la colonia entera como un «superorganismo». El concepto de selección de grupo en el sentido actual del término fue introducido a principios de los años sesenta del siglo XX por el biólogo escocés Vero Wynne-Edwards, quien se atrevió a desafiar abiertamente la ortodoxia darwinista al proclamar que la unidad de selección es el grupo y no el individuo[13]. Wynne-Edwards argumentaba que los grupos en los que evolucionara alguna suerte de altruismo demográfico que condujese a un control de natalidad comunitario (en vez de que cada individuo intentara reproducirse a expensas del resto de manera «egoísta») conseguirían mantenerse tanto en los buenos como en los malos tiempos, lo cual sería favorecido por la selección natural. Para Wynne-Edwards, la evolución era más una lucha entre grupos que entre

individuos.

La «herejía» del seleccionismo de grupo no tardó en movilizar a los guardianes de la ortodoxia, quienes contraatacaron demostrando que los ejemplos de altruismo aportados por Wynne-Edwards o bien eran reinterpretables en términos individualistas o bien eran producto de lo que William Hamilton llamó «selección de parentesco»[14]. En este último caso los genes del altruista se perpetúan indirectamente a través de los parientes que se reproducen a su costa. Aunque sacrifique su propia reproducción, el altruista obra en su propio interés genético, porque con su conducta contribuye a propagar sus propios genes más de lo que lo haría reproduciéndose por su cuenta. Es lo que los evolucionistas llaman «aptitud inclusiva». Las conductas altruistas y la ayuda mutua serán favorecidas por la selección natural siempre que se propaguen los genes compartidos por los individuos emparentados, aun a costa de la reproducción de los altruistas. Así pues, en última instancia, la selección de parentesco no es más que una variante de la selección individual darwiniana; o así quisieron verlo los defensores de la ortodoxia.

Pero el argumento de que la selección natural puede favorecer una suerte de reproducción transindividual es un arma de doble filo. Para zanjar problemas teóricos como la paradoja del sexo o la evolución de castas estériles, George Williams insistió en que para la selección natural lo que cuenta no es la supervivencia del individuo, sino la de los genes del individuo. Aunque las presiones selectivas se ejercen sobre los organismos, lo que de hecho se selecciona son sus genes, pues sólo éstos pasan a la siguiente generación. Basándose en este argumento, Williams propuso que la auténtica unidad de selección no es el organismo individual, sino el gen[15].

El punto de vista centrado en el gen insiste en que los organismos obran no en interés propio, sino en interés de sus genes. Esta puntualización puede parecer ociosa, pero no lo es tanto si se piensa que el bien del organismo individual no siempre es compatible con la óptima propagación de sus genes. En caso de conflicto, es el interés genético el que prima. A veces la supervivencia de los genes requiere que los individuos se sacrifiquen por su descendencia o por sus parientes cercanos. Pero todas estas conductas se han seleccionado porque contribuyen a la perpetuación de los genes del presunto altruista. El principal propagandista de este seleccionismo génico es Richard Dawkins, autor de *El gen egoísta*[16], quien ha llegado a afirmar que los organismos no son más que «máquinas de supervivencia» para sus genes. Los genes se hacen así depositarios de las propiedades que antes caracterizaban a los organismos

individuales: se multiplican replicándose, varían por mutación y compiten entre sí de manera que las variantes más aptas aumentan de número a expensas de las menos aptas. De esta manera el seleccionismo génico ha restaurado el proverbial individualismo del discurso darwinista, aunque, paradójicamente, lo ha hecho a costa de los individuos (los organismos).

Como ya he dicho, la culpa de todo la tuvo el sexo. Si no existiera la reproducción sexual, el seleccionismo génico no supondría ninguna ruptura conceptual con el darwinismo clásico. Los organismos asexuales producen clones de sí mismos, de manera que la identidad genética del individuo (su genotipo) se perpetúa en su descendencia. Aquello sobre lo que se ejerce la selección (el organismo individual) es lo que pasa tal cual a la generación siguiente, de manera que no hay ambigüedad alguna en cuanto a la unidad de selección. Pero los organismos que se reproducen sexualmente pierden sin remedio su identidad al reproducirse. Al recombinarse los genotipos de ambos progenitores, sus identidades genéticas se confunden en la descendencia, de manera que los hijos nunca son genéticamente idénticos a sus padres. Las individualidades de los organismos sexuales son transitorias e irrepetibles; en cambio los genes (es decir, los paquetes de información codificada en el ADN) son potencialmente eternos. La reproducción sexual hace que selección génica y selección individual dejen de ser conceptos equivalentes.

Aunque los seleccionistas génicos tienden a hacer extensivo el «egoísmo» de los genes a sus portadores, los organismos, lo cierto es que el seleccionismo génico es perfectamente compatible con el seleccionismo de grupo (¿qué otra cosa, si no, está implícita en la noción de selección de parentesco?)[17]. La selección de grupo (o, más precisamente, de clado) es justo lo que hay implicado en la competencia entre especies sexuales y clones obligadamente asexuales. La invención evolutiva del sexo meiótico (es decir, la reproducción sexual) implica una ganancia de independencia de la incertidumbre del entorno, no por mutación, sino por asociación, porque los progenitores (al depender unos de otros para reproducirse) sacrifican parte de su independencia individual en aras de una mayor independencia conjunta. Desde esta perspectiva, la reproducción sexual representa un caso mínimo de selección de grupo (en este caso, un grupo formado por sólo dos individuos, un macho y una hembra), y cada par macho-hembra representa una individualidad de orden superior que es la unidad de selección mínima en el caso de las especies sexuales[18].

Una concepción darwiniana de la individualidad

El mismo razonamiento que permite resolver la paradoja del sexo puede generalizarse para formular una definición de la individualidad que tenga sentido dentro del esquema conceptual darwiniano, y que vaya más allá de los individuos propiamente dichos (es decir, los organismos). El concepto de individualidad puede extenderse más allá de una lógica de todo o nada, según la cual sólo los organismos son entidades dotadas de individualidad. La definición de la individualidad biológica es un asunto espinoso sobre el que los filósofos de la biología no acaban de ponerse de acuerdo. Para lo que nos interesa aquí, la más útil seguramente es la de Jorge Wagensberg:

> *Una individualidad viva es una parte del mundo que tiende a mantener una identidad propia con independencia de la incertidumbre del resto del mundo* [19].

A la hora de considerar individualidades evolutivamente relevantes, nos interesa definir también lo que, de aquí en adelante, entenderemos por individualidad darwiniana:

> *Una individualidad darwiniana es cualquier entidad viva que es objeto de selección como un todo y posee una identidad genética susceptible de perpetuarse* [20].

¿Cuáles son los criterios que debemos aplicar a la hora de hablar de individualidades de orden superior? Dos ya figuran explícitamente en la definición de individualidad darwiniana anterior: el primero es la *unidad selectiva*, y el segundo es la identidad. Un tercer criterio igualmente fundamental figura en la definición de individualidad biológica enunciada al principio de esta sección: se trata de la *independencia*.

La justificación del primer criterio es obvia. La selección natural se ejerce a varios niveles jerárquicos, desde el nivel genético hasta el ecosistémico, pasando por el organismo individual (la unidad de selección fundamental para el darwinismo clásico). Para que tenga relevancia evolutiva, una individualidad viva a cualquier nivel debe constituir una unidad de selección. Con objeto de evaluar este concepto, podemos preguntarnos si la selección es más intensa sobre el todo o sobre las partes, sobre la individualidad de orden superior o sobre los individuos que la forman.

Identidad genética colectiva

Para que tenga relevancia evolutiva, toda individualidad viva debe tener una identidad genética perpetuable. Esta componente de la individualidad alcanza la nota máxima cuando los integrantes de dicha totalidad comparten un mismo genotipo, con independencia del nivel de organización. Es el caso de los organismos pluricelulares, que claramente merecen llamarse individuos (la máxima expresión de la individualidad) a pesar de que, en realidad, son colonias de células. También es el caso de formas de vida coloniales como *Volvox* (una esfera hueca de células clónicas) o, en el nivel de organización inmediatamente superior, los corales o los sifonóforos como *Physalia* (una colonia de pólipos fusionados como siameses, donde unos se encargan de comer por todos, otros de hacer de flotador, y otros de reproducir el conjunto).

Cuando los miembros de la individualidad de orden superior han sido generados sexualmente, la identidad perpetuable se vuelve algo más difusa[21], lo que dificulta la evolución de asociaciones comparables a las clónicas. El parentesco, que incrementa la identidad genética colectiva, facilita las cosas. Cuando así ocurre podemos hablar de «identidad de clan». Es el caso de insectos sociales como las hormigas y las termitas[22], y también el de las ratas-topo, los únicos mamíferos eusociales con castas estériles (que, curiosamente, también viven en túneles subterráneos). En este último caso la uniformidad genética se consigue mediante el apareamiento consanguíneo: se ha estimado que la similitud genotípica de las colonias de ratas-topo de la especie *Heterocephalus glaber* supera el 80 por ciento[23]. En el límite de esta tendencia evolutiva a la uniformización genética deberíamos encontrar colonias virtualmente clónicas. Así lo ha confirmado, en efecto, el reciente descubrimiento de que las hormigas cultivadoras de hongos del género *Mycocepurus smithii* han abandonado el sexo y se han pasado a la partenogénesis, con lo que todos los miembros de la colonia comparten el mismo genotipo (aunque, como en todas las colonias de hormigas, hay castas con notorias diferencias fenotípicas) [24].

Independencia del todo sobre las partes

Una individualidad es una totalidad independiente de partes interdependientes. La dependencia mutua más fundamental es la reproductiva, como entre los machos y las hembras de una especie obligadamente sexual, o entre las castas estériles obreras y las castas fértiles reproductoras en los insectos eusociales. La existencia de tales castas estériles deja de constituir una paradoja evolutiva si la

individualidad objeto de selección se traslada al enjambre entero. Cuando se adopta esta perspectiva, el que las obreras deleguen la perpetuación de sus genes en unos cuantos machos y hembras fértiles no resulta mucho más paradójico que el hecho de que las células de nuestros cuerpos deleguen la perpetuación de sus propios genes en los óvulos y espermatozoides producidos por nuestras gónadas. Como ya demostrara William Hamilton en los años sesenta del siglo pasado, la evolución de sociedades con castas estériles es tanto más factible cuanto más estrecho es el parentesco entre los individuos estériles y los fértiles [25] .

La interdependencia de los miembros de una individualidad de alto nivel puede hacerse extensiva a la alimentación. En los sifonóforos coloniales como *Physalia*, por ejemplo, unos individuos se encargan de atrapar alimento y nutrir al resto de la colonia mientras otros se consagran a producir gametos. En las asociaciones simbióticas, en cambio, suele haber independencia reproductiva de las partes, y la interdependencia tiene que ver más con la obtención de nutrientes u otros recursos. Una manera de consolidar la nueva identidad colectiva mediante la supeditación de las partes al todo es el intercambio de genes entre los simbiontes (lo que Lynn Margulis ha llamado «hipersexo»). Se sabe, por ejemplo, que buena parte de los genes de los ancestros de las mitocondrias (orgánulos celulares que tienen su origen evolutivo en bacterias simbiontes) se ha integrado en los cromosomas del núcleo celular [26] .

Otro aspecto de la supeditación de la independencia de las partes a la del todo es que los miembros de una individualidad de orden superior son menos viables que el conjunto. La muerte de una hormiga es mucho más probable que la extinción de un hormiguero. Los individuos integrados en una unidad de selección de nivel superior son sacrificables, lo que explica la evolución de «suicidas» como las hormigas o termitas soldado, o las abejas que mueren al aguijonear a los intrusos en defensa de la colmena. El comportamiento de una hormiga o una abeja no se comprende en clave de su propia supervivencia, sino en clave de la supervivencia del hormiguero o la colmena.

El criterio de independencia del todo sobre las partes es trascendental para comprender la evolución de la vida compleja, ya que es el factor que más empuja hacia arriba en la escala jerárquica de la complejidad biológica. La razón última de que los organismos individuales se agrupen en individualidades de orden superior es que al hacerlo así ganan en independencia: en un medio ambiente impredecible, el conjunto es más independiente de la incertidumbre

del entorno que cada individuo por separado.

Reproducción

Una individualidad (en el sentido aquí definido) comienza a parecerse a un individuo (en el sentido del darwinismo clásico) cuando, además de constituir una unidad de selección, constituye una unidad reproductiva, es decir, cuando la individualidad considerada puede dar lugar a otra individualidad similar. Éste es el caso de las bacterias del género *Magnetoglobus*, que forman esferas pluricelulares. Dichas esferas se reproducen como una totalidad, comenzando por la duplicación coordinada de las células componentes, seguida de la escisión del conjunto en dos esferas hijas. Todo el proceso tiene lugar sin que la cavidad interna entre en contacto con el medio externo y, a diferencia de otras formas pluricelulares procariotas, en el ciclo biológico no hay ningún estadio unicelular [27] .

Otras individualidades más complejas son resultado de algún tipo de proceso de desarrollo. Es el caso de las formas coloniales como los corales o los sifonóforos, así como las sociedades de insectos fundadas por una única reina madre. Una hormiga (obrera) aislada no se reproduce fuera de la individualidad representada por el hormiguero. En cambio, un hormiguero engendra otro hormiguero (a partir de una reina fundadora, que viene a ser al hormiguero lo que el huevo al organismo pluricelular). En este sentido, una hormiga aislada ha dejado de ser la depositaría de la individualidad (darwiniana), que ha pasado al hormiguero. ¿Hasta qué punto tienen los individuos componentes de una individualidad supraorganísmica una historia común (en cuanto a crecimiento y diferenciación) en la adquisición de su estado adulto estacionario? Todas las células de una cebra descienden de un solo cigoto, pero no puede decirse lo mismo de las cebras de una manada. Cada hormiga desciende de un huevo, pero el hormiguero entero no le va mucho a la zaga, porque desciende de una sola reina madre, con su dotación de huevos y espermatozoides aportados por una sola cópula. Lo mismo vale para un termitero [28] .

Irreversibilidad

Otro criterio relevante para nuestra discusión es el de irreversibilidad. La identidad colectiva de una individualidad construida por asociación puede llegar a ser tan robusta que su nueva cohesión se haga irreversible. Es el caso de la pluricelularidad y, en el nivel jerárquico inmediatamente superior, los sifonóforos coloniales o

los insectos eusociales. Las hormigas no pueden volver atrás y regresar a una vida solitaria (las obreras estériles han perdido la capacidad de perpetuar sus genes por sí mismas). Especialmente interesante es el reciente descubrimiento de lo que parece ser el único experimento evolutivo conocido en la línea hacia el organismo pluricelular propiamente dicho en el reino procariota, que los microbiólogos han bautizado como *Candidatus Magnetoglobus multicellularis*, al que ya nos hemos referido en el apartado anterior[29]. Se trata de bacterias magnetotácticas organizadas en esferas huecas compuestas por unas cuantas decenas de células, todas las cuales están en contacto tanto con el medio externo como con la cavidad interna. No es el único caso de pluricelularidad en procariotas: algunas bacterias forman cuerpos fructíferos transitorios y otras forman filamentos, pero estos cuerpos esféricos nunca pasan por una etapa unicelular en su ciclo vital. Más interesante aún es que aquí la pluricelularidad es completamente irreversible: una célula aislada no sobrevive ni siquiera en condiciones de laboratorio[30]. En lo que respecta a este criterio de individualidad, *Candidatus Magnetoglobus multicellularis* es ciertamente un candidato a individuo.

Este caso es relevante por dos razones. En primer lugar, la nueva individualidad pluricelular está constituida por células procariotas (es decir, bacterias). Sólo por esto el caso de *Magnetoglobus* es extraordinariamente singular. En el marco de una teoría de jerarquías, vendría a ser un esbozo de organismo pluricelular cuya evolución no ha ido más allá. En segundo lugar, esta entidad biológica nunca sería categorizada como un individuo dentro del esquema conceptual al uso. Sin embargo parece claro que es, con mucho, el conjunto de células procariotas que más lejos ha llegado en el camino hacia un eventual organismo. En una lógica de todo o nada (individuo o no individuo), a esta entidad viva se le asignaría una individualidad nula. Quizá se merezca algo más. Esto es lo que pretende remediar el esquema conceptual aquí propuesto.

Individualidades supraorganísmicas

En los últimos tiempos hemos asistido a un cuestionamiento creciente de uno de los pilares del darwinismo clásico: la concepción estrictamente individualista del proceso evolutivo, según la cual los individuos objeto de selección actúan siempre en interés propio. Aumenta el número de autores (a los que se ha sumado incluso Edward O. Wilson, el padre de la sociobiología, contemplada por algunos como el paradigma del reduccionismo genético) para los que

la selección a múltiples niveles, y no sólo la selección a nivel de genes «egoístas», debe convertirse en el fundamento teórico de una sociobiología (o ecología del comportamiento, como se prefiere llamarla ahora) renovada, en contra del proverbial rechazo de los evolucionistas teóricos a la idea de selección de grupo[31]. La noción de individualidad darwiniana aquí introducida permite conciliar la vindicación de la selección de grupo con una concepción «individualista» de la selección natural, ya que, en este esquema, la selección de grupo se interpreta como la emergencia evolutiva de una individualidad de orden superior.

Es la incertidumbre del entorno la que lleva a los sistemas vivos a escalar el orden jerárquico de niveles de selección, organizándose en entidades colectivas que poseen mayor o menor grado de individualidad. Puede que éste sea un esquema conceptual adecuado sobre el cual edificar una teoría de jerarquías en el marco de la evolución biológica[32].

Como ya he señalado, hay dos modos fundamentales de innovación evolutiva: *mutación* y *asociación*. Cualquier mutación con algún efecto fenotípico implica un eventual nuevo estado estacionario. Las innovaciones así surgidas pueden prosperar y propagarse si la selección natural las favorece. El otro modo de crear nuevos estados estacionarios consiste en la integración de dos o más estados estacionarios separados en uno solo; en otras palabras, la asociación de individualidades para crear una nueva individualidad a un nivel de organización superior. Hay varias maneras de generar una nueva individualidad adaptada a las nuevas condiciones de incertidumbre medioambiental por asociación de individuos cuya pervivencia por separado se ve seriamente comprometida. Una primera fuente de individualidad de nivel superior es la división celular conducente a agregados celulares clónicos que pueden evolucionar hasta convertirse en organismos pluricelulares complejos con una individualidad propia[33]. En el nivel de organización inmediatamente superior, los mismos organismos pluricelulares pueden clonarse para dar colonias de individuos indiferenciados (como es el caso de los corales) o auténticos superorganismos con partes morfológica y funcionalmente diferenciadas (como es el caso de los sifonóforos)[34].

Otra fuente común de individualidad de orden superior es el parentesco familiar. Los grupos familiares pueden llegar a convertirse en sociedades altamente estructuradas y diferenciadas que funcionan casi como un superorganismo. Es el caso de las sociedades de insectos, donde una mayoría de individuos estériles trabaja para la reproducción de una minoría de individuos fértiles[35]. A diferencia

de las mutaciones, las asociaciones clónicas, simbióticas o familiares permiten ascender en la jerarquía de niveles de organización de la materia viva. Las individualidades de bajo nivel (los individuos asociados, sean células u organismos pluricelulares) sacrifican algo de su independencia a cambio de pertenecer a una totalidad más independiente de la incertidumbre del entorno que sus integrantes por separado. Esto no plantea demasiados problemas teóricos cuando las partes y el todo comparten al cien por cien una misma identidad genética, como es el caso de las asociaciones clónicas (formadas por organismos genotípicamente homogéneos). Pero, como hemos visto, la reproducción sexual, que implica cruzamiento y recombinación genética, plantea problemas que no se resuelven rebajando de nivel (del organismo al gen) la sede de la selección.

Otra fuente común de individualidades supraorganísmicas es la simbiosis. Las asociaciones simbióticas pueden hacerse irreversibles, con una interdependencia absoluta entre los simbiontes, que dejan de ser viables por separado, en cuyo caso la fusión simbiótica se convierte en una nueva individualidad de orden superior[36]. En principio, las asociaciones simbióticas no plantean los mismos problemas teóricos que los grupos generados por reproducción sexual, porque los simbiontes suelen perpetuar sus genes cada uno por su lado, de manera paralela. Y sin embargo, las implicaciones de la simbiosis para la teoría darwiniana, en particular la prevalencia del individualismo en la evolución biológica, han generado un encendido debate. Pero este asunto merece un capítulo aparte.

6
La cooperación como fuerza evolutiva

Junto con Stephen Jay Gould, Lynn Margulis seguramente ha sido la personalidad más controvertida y fervientemente heterodoxa de la biología evolutiva de las últimas décadas. Margulis merece un puesto de honor entre las figuras más destacadas de la biología del siglo XX por haber promovido la teoría sobre el origen de la célula eucariota (la célula con núcleo y orgánulos, característica de todos los organismos pluricelulares) como resultado de una simbiosis entre varios tipos de células procariotas otrora independientes, una idea recibida con escepticismo en su momento y que hoy, fruto de la insistencia denodada de Margulis, se ha implantado en la ortodoxia de la biología celular[1]. ¿Por qué se asociaron inicialmente aquellas células de vida independiente para terminar uniéndose indisolublemente? La explicación más razonable es que la simbiosis reportaba ventajas selectivas a los procariotas asociados de cara a la explotación de ciertos recursos[2]. La formación de organismos simbiontes como los líquenes, o las simbiosis entre corales y algas unicelulares, o entre diversos insectos y microorganismos que invaden sus células[3], permiten hacerse una idea de cómo pudo surgir la célula eucariota a raíz de estrechas relaciones ecológicas de comensalismo, mutualismo, parasitismo o incluso depredación. La estricta dependencia que existe hoy entre todos los componentes de la célula eucariota pudo originarse en la explotación parasitaria de unos elementos por otros[4]. Así, las células hospedadoras de las bacterias parásitas que darían lugar a las mitocondrias y los cloroplastos de las algas y plantas fotosintéticas habrían obtenido un beneficio inmediato de la asociación mediante depredación prudente (los protoeucariotas habrían mantenido los protoorgánulos dentro de sus cuerpos de modo parecido a como nosotros mantenemos nuestro ganado). Posteriormente se habría seleccionado la capacidad de elaborar proteínas que facilitasen el tránsito de metabolitos entre los orgánulos y el citoplasma, lo que constituye una explotación más sofisticada (abundando en la analogía del ganado, esto viene a ser como pasar de

comerse las reses a alimentarse de su leche). Una vez consumada la integración de organismos con genomas propios, la selección natural puede favorecer una dependencia tan estrecha entre las partes (a cambio de una mayor independencia del conjunto) que las unidades componentes pierdan totalmente su autonomía y, con el tiempo, incluso su identidad propia. Estas transiciones evolutivas han sido poco frecuentes en la historia de la vida, pero han dado lugar a una diversificación explosiva de formas al subir de nivel la sede de la selección y abrir nuevos dominios evolutivos inexplorados.

Simbiogénesis: el verdadero origen de las especies

Las simbiosis son interacciones ecológicas que evolucionan en función de los costes y beneficios obtenidos por los simbiontes en relación con los no simbiontes. Una vez que la relación simbiótica se estrecha, la selección sobre la parte más pasiva de la asociación comienza a relajarse, lo que contribuye a que la sociedad se haga indisoluble. La selección natural interviene de principio a fin, desde el mutualismo laxo inicial hasta la culminación de la simbiosis en la formación de un nuevo organismo más complejo. Para Margulis la relevancia evolutiva de la selección era innegable, aunque en los últimos tiempos su discurso abiertamente antidarwinista (sobre todo en entrevistas y escritos para el gran público) pudiera dar a entender otra cosa. Es verdad que sus controvertidas opiniones acabaron por acarrearle cierto descrédito, pero, a pesar de sus diatribas contra la genética de poblaciones y el seleccionismo individualista, nunca renegó de Darwin.

A modo de muestra, el primer capítulo de su último libro divulgativo traducido al castellano, *Captando genomas* (escrito con su colaborador de siempre, su hijo Dorion Sagan), se titula «Darwinismo sí, neodarwinismo no»[5]. En esta obra, Margulis y Sagan, después de insistir en la importancia de las bacterias simbiontes para la ecología de multitud de organismos, arremeten contra la ortodoxia neodarwinista sobre la evolución de nuevas especies por la acumulación anagenética de mutaciones puntuales y modificaciones graduales, y proclaman, nada menos, que el auténtico origen de las especies reside en la simbiogénesis (la integración de genomas inicialmente separados en una nueva unidad). Ahora bien, una cosa es la interdependencia de organismos distintos con una relación ecológica muy estrecha, pero que mantienen su identidad genómica propia, y otra la integración de genomas en una entidad nueva donde las partes pierden su autonomía y acaban funcionando como una

unidad. Ésta es la base de la teoría de la simbiogénesis. Una base más que endeble, porque no hay evidencia de integración genómica de simbiontes en eucariotas pluricelulares[6]. En su chocante prólogo del libro de Margulis y Sagan (que, más que una presentación, parece una refutación de las tesis de los autores), Ernst Mayr advierte al lector de que la lectura del libro que tiene entre manos puede conducirle a conclusiones equivocadas y desmiente que todo evento de especiación vaya ligado a simbiogénesis, así como las afirmaciones de que la simbiogénesis contradice el gradualismo darwiniano o que puede verse como un caso de herencia lamarckiana (algo que a Mayr, uno de los artífices de la síntesis, debió de ponerle los pelos de punta).

La integración de genomas sólo puede ser la culminación de un lento proceso de adaptación mutua entre los distintos organismos asociados. Esto no tiene nada de «instantáneo». Estamos hablando de relaciones ecológicas estrechas entre organismos que deben coevolucionar adaptándose mutuamente en un proceso gradual de acomodación genética que acaba permitiendo la integración de los genomas. Ivan Emmanuel Wallin, uno de los primeros proponentes de la simbiogénesis como fuente de novedad evolutiva[7], argumentó que la simbiosis entre organismos diferentes requiere una tendencia innata de al menos uno de los organismos a responder a la presencia del otro, lo que llamó «prototaxis». ¿Cómo puede surgir la prototaxis sin selección previa? Margulis y Sagan reconocen este punto, y que la prototaxis debe ser el punto de partida de cualquier caso de simbiogénesis. Pero la prototaxis no es más que una redefinición de la adaptación al medio ecológico, y ni Margulis ni ningún otro autor ha postulado un mecanismo alternativo a la selección natural para explicarla[8].

Margulis y Sagan también admiten que la integración completa e irreversible de dos seres diferentes para formar una unidad nueva requiere que en todo momento los organismos asociados físicamente dejen más descendencia que sus contrapartidas independientes y no asociadas. También declaran que las células que retuvieron las mitocondrias de modo permanente debieron ser «seleccionadas naturalmente» sobre aquéllas que les devolvían la libertad. En otras palabras, las simbiosis íntimas que acaban en integración genómica sólo se perpetuarán si son favorecidas por la selección natural derivada de la competencia entre organismos integrados y organismos independientes. Para que la captación de genomas funcione, primero la selección natural debe determinar una estrecha relación ecológica entre organismos distintos, luego estos organismos deben adaptarse a una estrecha convivencia e interdependencia a lo largo de una serie de

generaciones y, por último, las individualidades resultantes de la integración deben tener más éxito que los componentes por separado. Así pues, la integración de genomas no es más que un caso particular de cambio gradual por selección natural.

Aun reconociendo el papel de la selección en el proceso simbiogenético, Margulis y Sagan se suscriben a una concepción saltacionista de la simbiogénesis y, por ende, de la especiación. Según afirman, los eventos de especiación son súbitos, con una discontinuidad observable. Se preguntan por qué los cambios evolutivos observados a lo largo de varias décadas en los pinzones de las Galápagos no han conducido a la diferenciación de nuevas especies[9], como si la especiación fuera un evento observable a la escala de una vida humana. La transición de una especie a otra es casi siempre un proceso evolutivo imperceptiblemente gradual (y, desde luego, también en el caso de los pinzones). Ahora mismo deben de estar evolucionando nuevas especies en muchas partes del mundo, pero para demostrarlo habría que detectar cambios en las preferencias de apareamiento o efectuar cruzamientos entre variedades divergentes y determinar la pérdida de eficacia biológica de los híbridos en el curso de las generaciones. La especiación es un proceso, no un evento observable.

Para zanjar esta cuestión, Margulis y Sagan argumentan que si la especiación no se detecta normalmente en observaciones de campo de poblaciones salvajes es porque no hay simbiogénesis, y redefinen el concepto de especie según su conveniencia (pertenecen a la misma especie los organismos que comparten el mismo número y los mismos tipos de genomas integrados). Ciertamente, es innegable que la simbiogénesis puede conducir a especiación, pero no puede afirmarse que sea la única causa de especiación, ni siquiera la más frecuente, ni mucho menos. Si aplicáramos este argumento a rajatabla, habría que negar la realidad de miles de especies que no difieren en absoluto en cuanto a sus simbiontes. Margulis y Sagan no ofrecen datos concretos sobre diferencias en los genomas bacterianos adquiridos por especies distintas. Tras argumentar con vehemencia que la mayoría de biólogos evolutivos busca torpemente la especiación en el sitio equivocado, ellos mismos admiten que la prevalencia de la captación genómica como modo de especiación está por investigar. En definitiva, que la simbiogénesis podría ser un modo infrecuente de especiación después de todo, como cree la inmensa mayoría de los biólogos.

El marcado sesgo saltacionista que impregna el pensamiento de Margulis y Sagan les lleva a manifestar cierta desidia a la hora de intentar concebir procesos adaptativos graduales. Por ejemplo, citan el

caso de un nudibranquio (algo así como una babosa marina) que ingiere los tentáculos de los pólipos y conserva las células urticantes activas en su cuerpo para protegerse de los predadores, y afirman que ninguna acumulación paulatina de mutaciones puede explicar semejante adaptación. Pero no es tan difícil imaginar cambios paulatinos en el sistema digestivo de estos moluscos que primero les permitieran tolerar la ingestión de células urticantes y más tarde incorporarlas como defensa en su propio organismo[10]. Su definición de especie, hecha a la medida de su teoría, tampoco aclara cuánta divergencia genética debería tomarse como patrón de cara a la clasificación taxonómica. La teoría de la especiación por simbiogénesis no intenta abordar procesos o fenómenos inexplicados, sino que parte de una premisa sobre simbiosis universal, y busca datos que la sustenten, hasta ahora con poco éxito[11].

Saltacionismo genómico

Margulis y Sagan suscriben varias ideas heterodoxas propuestas por otros autores. Una es que la radiación evolutiva de grupos de especies se explica por cambios en el cariotipo, en vez de cambios fenotípicos graduales por selección natural[12]. En apoyo de esta teoría se citan casos de géneros de mamíferos con especies muy similares, pero altamente variables en cuanto a número de cromosomas y, a pesar de ello, aparentemente capaces de producir híbridos fértiles, de lo cual se deduce que el fenotipo de estos animales apenas depende del número de sus cromosomas. Margulis y Sagan aducen que, de acuerdo con el gradualismo darwinista, las especies estrechamente emparentadas deberían poseer cariotipos similares. Pero esta predicción no puede derivarse de la teoría darwiniana. En realidad, los cambios en el cariotipo no serían penalizados por la selección normalizadora una vez consumada la especiación, porque, al interrumpirse el intercambio genético entre poblaciones distintas ya no existe el problema de ensamblar cariotipos distintos en un cigoto viable[13]. Además, la distribución del material genético en más o menos cromosomas parece tener escasa relevancia evolutiva, como se desprende de las grandes y caprichosas variaciones cariotípicas entre organismos. Especies muy similares pueden tener cariotipos muy diferentes, y viceversa. Y como ya he señalado en otra parte, el gradualismo darwiniano sólo se aplica a la variación fenotípica relevante para la aptitud.

Otra idea heterodoxa abrazada por Margulis y Sagan es la presunta integración de genomas extraños para dar organismos con larvas muy

distintas de las formas adultas[14]. Por ejemplo, las orugas serían la expresión de genes de onicóforos (invertebrados a medio camino entre los gusanos y los artrópodos, cuya anatomía recuerda en algunos aspectos a la de una oruga) que se habrían integrado en el genoma de ciertos insectos por la improbable vía del apareamiento entre organismos de especies muy diferentes. Además de ser una especulación sin fundamento alguno (aparte de un parecido superficial entre organismos distintos), esta estrafalaria hipótesis contradice todos los resultados recientes de la genética del desarrollo, que ponen de manifiesto la alta conservación de los genes responsables de la morfogénesis. Si los insectos en cuestión no tenían genes responsables de sus formas larvarias antes de la simbiogénesis, sus circuitos reguladores del desarrollo tuvieron que integrarse con otros radicalmente distintos sin que ello trastocara la ontogenia, lo que no parece factible[15]. Una vez más, Margulis y Sagan se adhieren de manera acrítica a todo lo que huela a saltacionismo.

De la simbiogénesis a Gaia

En su ferviente defensa de la simbiosis como principio evolutivo universal, Margulis y Sagan acaban sugiriendo que la biosfera entera —Gaia— es el agente último de la selección natural. A pesar de las reticencias iniciales de Margulis a la idea de que la biosfera entera funciona como un organismo[16], al final se convirtió al «credo» gaiano y fue una de sus principales valedoras. Aunque los defensores (por supuesto, me refiero a los científicos, no a los iluminados de la New Age) de la idea de una suerte de homeostasis planetaria han sido criticados por personificar indebidamente en Gaia lo que no es más que una red de interacciones ecológicas, resultado de una larga coevolución, no me parece que esto sea mucho menos lícito que hablar de genes «egoístas». En este antropomorfismo los ultraholistas gaianos y los ultrarreduccionistas genéticos van a la par. Lo criticable de la tesis de que todos los seres vivos que coexisten en la Tierra interactúan mutuamente y que, como defienden Margulis y Sagan, la selección natural es el producto final de las interacciones de todos con todos, es que esta idea se contradice con la compartimentación espacial y temporal de las interacciones ecológicas. Como ha señalado Richard Lewontin (un personaje nada sospechoso de «ultraortodoxo»), no todo está efectivamente conectado con todo[17]. El mundo vivo está dividido en subsistemas casi independientes, en cuyo seno hay interacciones efectivas, pero entre los cuales no hay relaciones significativas.

Sumándose al coro de los heterodoxos, Margulis y Sagan entonan la letanía de que la selección natural no es más que supervivencia diferencial, y por lo tanto no puede crear, sólo perpetuar lo ya creado. La selección natural dirige el curso de la evolución mediante la propagación y eliminación de lo que tiene a su disposición. Ahora bien, ¿acaso no es esto mismo lo que dice el darwinismo? De hecho, como señala atinadamente Moreno Klemming, la simbiogénesis concede a la selección una omnipresencia aún mayor que la que le otorga la tan denostada (por Margulis) síntesis neodarwinista. Mientras que para el darwinismo ortodoxo la variación genética de la que se nutre la selección es aleatoria, para Margulis y Sagan la variación genética derivada de la simbiogénesis es también un producto de la selección natural ejercida sobre los microorganismos. Es decir, la selección natural dirige la variación resultante de procesos selectivos anteriores. Según Margulis y Sagan, los genes «egoístas» propugnados por Hamilton, Trivers y Dawkins no tienen nada que ver con el cambio evolutivo real, sino que todo se deriva de la asociación de los organismos con bacterias diversas (que, eso sí, tienen genes que determinan sus aptitudes metabólicas). Se supone que dichas aptitudes metabólicas determinadas genéticamente han prevalecido por selección natural, ya que ellos no ofrecen ninguna explicación alternativa. Así pues, la replicación diferencial de los genes sí tiene algo que ver con la evolución después de todo, aunque sea a través de la simbiogénesis.

El gran pecado de Margulis no ha sido criticar el individualismo radical del pensamiento neodarwinista ortodoxo, sino empeñarse en convertir una idea interesante con un dominio de aplicación restringido en un principio macroevolutivo universal, estirando el alcance de la simbiogénesis mucho más allá de lo razonable. Lo que no puede negársele a Margulis, sin embargo, es el mérito de haber llamado la atención sobre la inmensa relevancia evolutiva de las asociaciones simbióticas y haber insistido en que este modo de creación evolutiva ha sido sistemáticamente ignorado por los biólogos evolutivos.

Los genes también pueden ser altruistas

Los partidarios del seleccionismo génico (el punto de vista centrado en el gen, que traslada la sede de la selección del nivel organísmico al nivel genético) suelen obviar el hecho de que en la naturaleza no existen genes que vayan por libre. Hasta los virus más simples son asociaciones de decenas de genes que cooperan para

reproducirse, y no hay ningún organismo de reproducción autónoma cuyo genoma contenga menos de doscientos genes (el tamaño genómico mínimo estimado de las células más simples)[18]. En el nivel genético, el más fundamental de todos los niveles de selección, la cooperación es la norma y no la excepción.

La omnipresencia de los genes cooperantes en el mundo vivo sugiere que el individualismo radical no es una estrategia evolutivamente estable ni siquiera al nivel de los genes. Para salvar su metáfora del gen egoísta, Richard Dawkins aduce que la cooperación a cualquier nivel es una resolución particular del conflicto de intereses fundamental entre los genes individuales que se ve favorecida por el hecho de que el entorno de cada gen está dominado por otros genes. En otras palabras, los genes cooperan, sí, pero sólo porque obtienen un beneficio individual de ello; es un estilo de cooperación «anarquista» en el que cada gen atiende sólo a sus propios intereses egoístas[19].

Si todo lo que Dawkins quiere decir es que los genes nunca obrarán en perjuicio de su propia perpetuación, entonces es difícil estar en desacuerdo con él. Se puede criticar la carga ideológica de su discurso, pero, cuestiones semánticas aparte, es innegable que los genes compiten por su representación en las generaciones sucesivas. En lo que Dawkins se equivoca es en su extrapolación del principio de exclusión competitiva —lo que él llama «egoísmo genético»— más allá de su dominio de aplicación restringido. La competencia al nivel genético es fundamentalmente una competencia entre alelos (es decir, variantes de un mismo gen) que aspiran al mismo puesto (un mismo locus cromosómico) en la sociedad de los genes. Individualismo y cooperación son principios evolutivos compatibles, porque rigen a niveles distintos.

De este modo, la cooperación al nivel genómico no compromete la concepción individualista de la selección al nivel de los alelos aspirantes a ocupar un mismo locus cromosómico. Pero la reproducción sexual sí que la compromete, y mucho, porque implica que dos alelos de cada gen, uno materno y otro paterno, no necesariamente idénticos, se dan la mano y pasan juntos a la siguiente generación. Al hacerlo así, los genes renuncian al beneficio selectivo inmediato de excluir a sus competidores directos, por lo que el sexo puede contemplarse como una forma de altruismo recíproco al nivel genético[20].

Un ejemplo favorito de Dawkins es el alelo *t* del ratón, un gen que favorece su propia propagación a expensas de los otros alelos de su mismo locus. Tales genes se conocen como «distorsionadores de la

segregación», porque alteran la segregación mendeliana de los caracteres a través de lo que se conoce como «impulso meiótico», un proceso que sesga la meiosis para favorecer la representación de un genotipo concreto en la descendencia. El alelo «egoísta» segrega en los heterocigotos con una frecuencia muy superior a la mitad esperada, lo que le confiere una mayor aptitud darwiniana al nivel de la población de gametos, contrarrestada al nivel genotípico por la letalidad, viabilidad disminuida o esterilidad de los homocigotos para el distorsionador.

Lo que hacen los distorsionadores de la segregación es menoscabar la heterosis y, con ello, revertir el principal resultado del sexo: la generación de genotipos nuevos por recombinación genética. Pero tales alelos «tramposos» son raros en la naturaleza[21]. Si los genes en general se comportaran de manera egoísta, en el sentido radical de Dawkins, entonces los distorsionadores de la segregación deberían ser la norma y no la excepción. Si convenimos en que el gen es la unidad fundamental de selección, tal como defiende el propio Dawkins, entonces debe admitirse que, al nivel más fundamental de la materia viva, la cooperación se impone al egoísmo absoluto incluso entre alelos que, en teoría, deberían competir por un mismo locus cromosómico.

Sinergias cooperativas

Uno de los autores más interesantes en la línea de lo que podría llamarse «posneodarwinismo» es el biólogo y teórico de la complejidad Peter Corning, quien ha propuesto que la simbiosis, el altruismo recíproco o la selección de grupo no son más que expresiones diferentes de un principio mucho más general que ha regido la evolución biológica desde el origen mismo de la vida. La tesis de Corning es que las asociaciones entre moléculas, células y organismos han sido favorecidas sistemáticamente por la selección natural[22]. Como otros antes que él, reivindica el enfoque holístico y critica el énfasis desmesurado del neodarwinismo en la competencia de todos contra todos, pero su planteamiento elude la cuestión del altruismo, que tanto ha dado que hablar, para subrayar que la cooperación se selecciona porque beneficia a todas las partes. Ciertamente, la mayoría de los grandes hitos de la evolución descritos por Maynard Smith y Szathmáry pueden verse como sinergias cooperativas[23]. Corning explica la tendencia evolutiva general a la asociación y posterior pérdida de autonomía de las partes asociadas como una consecuencia de las sinergias introducidas en muchos

procesos por la división y especialización del trabajo.

El darwinismo holístico de Corning representa un saludable cambio de enfoque que permite apreciar con claridad que las sinergias son una fuente de avances evolutivos y adaptaciones clave. El mensaje de Corning es que la asociación, la cooperación, la sociabilidad y el altruismo recíproco (es decir, el «hoy por ti, mañana por mí») también son productos de la selección natural. Los que prefieren seguir contemplando a los actores del drama evolutivo como unos egoístas impenitentes aborrecen el término «altruismo» (aunque sea recíproco) y prefieren hablar de «cooperación interesada» o (como hace el escritor científico Robert Wright, uno de los principales divulgadores del pensamiento sociobiológico) de «egoísmo inteligente»[24]. Supongo que es cuestión de gustos, pero creo que este sesgo ideológico les ha impedido durante mucho tiempo ver más allá. Por poner un ejemplo, en su libro *Escalando el monte improbable*, Richard Dawkins describe el mutualismo entre avispas e higueras para ilustrar el carácter «interesado» de la cooperación favorecida por la selección natural[25]. Casi cada especie de higuera tiene su propia especie de avispa polinizadora. Estas minúsculas avispas dependen por completo de los higos para su alimentación, y los higos (que en realidad no son frutos, sino inflorescencias vueltas hacia dentro) dependen por completo de las avispas para su polinización. Las avispas recogen el polen en bolsillos especiales, no para comérselo (como hacen las abejas), sino con el único propósito de transportarlo a otros higos y fecundar las flores femeninas. Las avispas ponen sus huevos dentro del higo y las larvas se alimentan de semillas inmaduras hasta que llegan a la fase adulta, momento en que dejan de alimentarse y sólo se dedican a volar hacia otro higo cargadas de huevos propios y polen ajeno (los machos, a diferencia de las hembras, completan su ciclo vital dentro del higo y nunca ven la luz). Una vez que encuentra un higo y penetra en su interior, la avispa hembra se dedica a polinizar todas las flores femeninas, una por una, y pone huevos en una fracción de las mismas (no en todas, para evitar que su prole se coma todas las semillas). No entraré aquí en los enrevesados detalles de esta apasionante cooperación entre planta y animal[26]. Baste decir que, como señala Dawkins, el futuro de la sociedad depende de que ninguno de los socios intente pasarse de listo. Si la avispa intenta «aprovecharse» de la higuera (como puede ser poniendo huevos en más flores de las que le tocan, por ejemplo) o viceversa (recortando la producción de semillas destinadas a las larvas de avispa, por ejemplo), la asociación se iría a pique. En ambos bandos hay oportunidades para que los individuos se comporten de manera egoísta y hagan trampa,

pero eso sería pan para hoy y hambre para mañana, porque a la larga tanto las higueras como las avispas se extinguirían. Dawkins aduce que, si esto no ocurre, es por la «represión policial» que ejercen los jugadores individuales de este juego sobre la otra parte, actuando cada una de ellas en su propio interés egoísta. Así pues, si parece que ambas partes se comportan honradamente, esto sólo es porque cada una obliga a la otra a respetar las reglas del juego. De acuerdo, pero lo que a Dawkins parece escapársele es que esta «honradez» viene impuesta por la selección natural (la misma que, según Dawkins, sólo premia el egoísmo). Es la selección que se ejerce sobre las asociaciones de higueras y avispas que cooperan respetando las normas la que favorece la represión del egoísmo de los jugadores individuales. La cooperación entre higueras y avispas es interesada, sí, pero honrada. Puede que la honradez de avispas e higueras sea forzada, pero es tan producto de la selección natural como su presunto egoísmo reprimido. Lo que este ejemplo nos enseña es que la selección natural también puede favorecer la honradez (aunque sea producto de un «egoísmo inteligente»). Soy plenamente consciente de la carga ideológica del término «honradez», pero su empleo aquí no me parece mucho más ilícito que el del término «egoísmo». En cualquier caso, ésta es una discusión más semántica e ideológica que científica. No pretendo extraer lecciones de moralidad (o inmoralidad) de la historia natural. Puede que vaya siendo hora de intentar abandonar las metáforas antropomórficas y adoptar un discurso desprovisto de cualquier connotación moral, ni positiva ni negativa (aunque admito que los ensayos sobre evolución serían mucho más aburridos).

Cuando la selección natural se relaja, el mutualismo puede devenir en parasitismo. De hecho, muchas relaciones simbióticas han evolucionado a partir de un parasitismo previo. En rigor, el término «simbiosis» se aplica a cualquier asociación íntima entre dos especies, con independencia de si la relación es beneficiosa o perjudicial para el huésped (aunque nadie, ni siquiera los biólogos, se refiere a los parásitos como «simbiontes»). Los límites entre mutualismo, comensalismo y parasitismo son difusos. El parasitismo no deja de ser un caso particular de relación depredador-presa. Dawkins nos ha enseñado que, adoptando el punto de vista centrado en los genes, lo que en la superficie parece altruismo, en el fondo no es más que egoísmo genético. Desde esta perspectiva, hasta el amor de madre puede verse como egoísmo genético encubierto. Pero el mismo punto de vista puede llevarnos a contemplar de otra manera lo que a primera vista parece una lucha despiadada por la vida. Tendemos a ver a los depredadores como enemigos, lo cual parece bastante obvio.

Los depredadores comprometen la supervivencia del organismo individual, ¿y qué puede resultar más perjudicial que acabar muerto? Pero, para la selección natural, lo que cuenta es la perpetuación de los propios genes, no el bienestar individual. A menudo la selección natural favorece soluciones que implican grandes costes para los individuos (como es el caso de los machos de mantis religiosa, que se dejan devorar por las hembras, o ciertos ácaros cuyas madres se dejan devorar por sus hijos desde dentro). El gran William Hamilton explicó la tendencia de muchos animales a vivir en manada como una conducta «egoísta» tendente a reducir el riesgo de ser víctima de un depredador. Por ejemplo, una cebra no necesita correr más que un león, sólo tiene que correr más que las otras cebras. Pero esto implica que, desde el punto de vista genético, el depredador puede ser un aliado en la competencia con los congéneres. Los genes que confieren velocidad de carrera a una cebra prosperarán gracias a la presencia de los leones. Así pues, el león puede ser un enemigo desde el punto de vista de la cebra que corre por su vida, pero es un aliado desde el punto de vista de los genes que compiten por su representación en las generaciones sucesivas. Desde esta perspectiva, no resulta tan chocante que una relación depredador-presa, o parásito-huésped, pueda devenir en mutualismo o simbiosis[27]. Esto no significa que la relación entre depredadores y presas sea idílica, ni mucho menos. La idea del «depredador prudente» (aunque yo lo llamaría «carroñero impaciente», ya que se supone que sólo mata a los viejos y enfermos) es un mito perpetuado por cierto ecologismo «disneyano». Pero, en este caso, el punto de vista centrado en el gen nos permite ver como una alianza lo que superficialmente parece un antagonismo.

A vueltas con el altruismo

En el capítulo anterior he introducido tres criterios mínimos de individualidad a efectos de selección darwiniana: la unidad selectiva, la identidad genética y la independencia del todo sobre las partes. Tal como la hemos definido, una individualidad darwiniana es una unidad de selección, tiene una identidad genética perpetuable y no es reducible a individualidades independientes de nivel inferior. Este esquema podría ser útil como esbozo de una teoría jerárquica de la evolución que permita considerar niveles de selección por encima del organismo individual (y del gen, suponiendo que tenga sentido hablar de selección al nivel génico). También podría contribuir a zanjar viejos e interminables debates, como el de las unidades de selección. A estas alturas parece bastante poco problemático aceptar que la

selección natural puede promover las relaciones de mutualismo o simbiosis y tratar tales consorcios como individualidades de orden superior. Ahora bien, ¿puede ejercerse la selección sobre grupos de individuos de la misma especie y, por ende, competidores potenciales?

Para responder a esta pregunta, hay que discernir si la selección de grupo es irreducible a la selección individual clásica. Por ejemplo, en el capítulo 4 hemos visto que la selección de especies propuesta para explicar ciertas pautas macroevolutivas va a caballo de la selección ordinaria en poblaciones de individuos de la misma especie y apenas es separable de ella. Dichas pautas no plantean problemas especiales que requieran necesariamente una explicación basada en la selección de especies. Aunque pueda ser conveniente hablar de selección de especies, ésta carece de un mecanismo propio. La selección de grupo, en cambio, se basa en la competencia directa entre grupos por los recursos necesarios para crecer como tales, de manera que el mecanismo selector es el mismo que el de la selección individual ordinaria, sólo que a otro nivel. Además, la selección de grupo genuina plantea problemas propios irresolubles en el marco conceptual de la selección estrictamente individual.

Uno de los fenómenos que más ha dado que hablar es el altruismo cooperativo entre miembros del mismo grupo, una conducta que se da en muchos animales sociales. Antes de seguir, hay que aclarar que, en este contexto teórico, se entiende por altruismo cualquier sacrificio del éxito reproductivo propio en beneficio de la reproducción ajena. (Por mucho que un padre o una madre se sacrifiquen por sus hijos, su conducta no puede considerarse altruista en términos darwinianos). La generosidad o benevolencia hacia otros individuos que no acarrea ningún menoscabo de la aptitud darwiniana del benefactor no sería altruismo en este sentido estricto, y menos aún la generosidad que reporta beneficios sociales que a la larga se traducen en un mayor éxito reproductivo.

Una vez descartados los casos de falso altruismo (al menos según la definición restrictiva de los biólogos teóricos), sigue habiendo casos que implican un sacrificio genuino de la reproducción individual en beneficio de otros. El ejemplo más obvio lo constituyen las castas estériles de insectos sociales como las termitas, las hormigas o las abejas. Como he apuntado en el capítulo anterior, la existencia de castas estériles era un quebradero de cabeza para Darwin. Como solución, propuso que las castas estériles favorecían la propagación de los reproductores de la colonia (las reinas y los machos). Cualquier tendencia «egoísta» de las obreras a reproducirse por su cuenta daría al traste con la colonia entera. Sólo las colonias cuyos miembros

fueran mayoritariamente estériles y trabajaran para la reproducción de la reina prosperarían y generarían nuevas colonias. Para Darwin, en el caso de los insectos sociales la selección se ejercía sobre las colonias mismas, no sobre los individuos que las componían. Así como las células de un organismo pluricelular pierden su autonomía y funcionan colectivamente como un solo individuo, los componentes de una colonia de hormigas o termitas formarían un superorganismo. Así pues, Darwin ya admitió que la selección natural podía ejercerse sobre grupos de organismos que funcionan como individualidades supraorganísmicas.

La idea de que los individuos podían trabajar por el bien de su estirpe fue desvirtuada más adelante por algunos naturalistas y etólogos (en particular Konrad Lorenz)[28] que comenzaron a apelar al «bien de la especie» como fin último de los rasgos y comportamientos adaptativos. Incluso alimentarse o huir de los predadores se explicaba por el bien de la especie. Pero la selección sólo favorece a la especie en la medida en que estas conductas adaptativas benefician a sus miembros. La selección natural no tiene manera de favorecer rasgos que beneficien a la especie (es decir, que reduzcan el riesgo de extinción) antes que a sus miembros. Sólo *a posteriori* puede decirse que ciertos caracteres favorecen la supervivencia de especies o grupos de especies, pero esto es un efecto secundario de la selección de rasgos ventajosos para los individuos que los poseen. A modo de ejemplo, imaginemos que los miembros de una especie reducen la explotación de los recursos disponibles al mínimo necesario para la subsistencia y controlan la natalidad para frenar el crecimiento de la población. En una situación de crisis biosférica, una especie que hiciera gala de esta prudencia en el uso de los recursos podría verse recompensada con la supervivencia frente a otras especies más derrochadoras, pero antes de eso los prudentes habrán sido desplazados por los que optan por explotar los recursos disponibles todo lo que pueden, aquí y ahora. ¿Para qué ahorrar si los recursos se los va a llevar el vecino de todos modos? Es lo que los economistas conocen como la «tragedia de los bienes comunales». La sobreexplotación de las pesquerías es un buen ejemplo de cómo este egoísmo rentable a corto plazo puede acabar con el recurso a largo plazo. La lógica, inconsciente o no, de esta estrategia se basa en que cuando el recurso se agote, los explotadores vivirán en la opulencia o cambiarán de negocio. La prudencia en el uso de los recursos no maximiza el éxito reproductivo diferencial y, por ende, la propagación de los genes responsables de dicha conducta[29].

A diferencia de la concepción banal del bien de la especie

propagada por los estudiosos y divulgadores de la vida animal a mediados del siglo pasado, el concepto de selección de grupo de Wynne-Edwards era más riguroso en cuanto a las condiciones necesarias para su ocurrencia, y predecía un autocontrol de las tasas de natalidad. Wynne-Edwards propugnaba que el altruismo observado en muchas especies se debía a una selección de grupo, y que ésta podía imponerse a la selección individual en ciertas circunstancias. De ese modo, los grupos de altruistas podrían prevalecer sobre los grupos integrados por egoístas. Wynne-Edwards tendía a ver altruismo por todas partes, a menudo en conductas fácilmente explicables en términos de beneficio individual. Por ejemplo, según él las aves se agrupaban en bandadas para evaluar el tamaño de su población y ajustar su tasa de natalidad a los recursos disponibles[30]. Como hemos visto en el capítulo anterior, George Williams, en la obra que pretendía restaurar el individualismo del pensamiento darwinista ortodoxo (aunque lo hizo a costa del individuo-organismo, que fue sustituido por el gen como unidad de selección)[31], vapuleó a Wynne-Edwards por negarse a aceptar la incapacidad de la selección de grupo para imponerse a la selección de los individuos (o de sus genes). El argumento de Williams se resume en que, por fuerza, los grupos se multiplican más despacio que sus miembros (si no hay grupos estables sin fisión es imposible la selección de grupo) y, dentro de cada grupo, la inclinación altruista pierde ante el egoísmo adaptativo (que promueve la reproducción individual aun a costa del interés comunitario). Así, la competencia entre grupos de altruistas y grupos de egoístas ni siquiera llega a plantearse, ya que no hay ningún grupo con mayoría de altruistas. Las conductas altruistas dentro de un grupo, cuando las hay, se explican porque favorecen la propagación de los genes de los altruistas a través del éxito reproductivo de sus parientes (lo que Hamilton llamó «selección de parentesco»). En otras palabras, el altruismo es sólo aparente (o al menos ésa es la lectura que hacen los adeptos a la metáfora del gen egoísta).

El ecólogo David Sloan Wilson (que no es pariente de Edward O. Wilson, el padre de la sociobiología, con quien recientemente publicó un llamativo artículo donde expresaban la necesidad de replantear los fundamentos de la disciplina) presentó a principios de los ochenta un modelo de selección de grupo donde los grupos no se «reproducen» (con lo que se elude el problema filosófico de la individualidad), sino que se confunden periódicamente constituyendo un «fondo» común del que más tarde surgen los nuevos grupos, caracterizados por rasgos comunes. Si los individuos se asocian por poseer rasgos comunes (como ser altruistas o egoístas), los altruistas acabarían agrupándose,

y los grupos de altruistas serían más eficaces a la hora de competir con los grupos de egoístas [32]. En esta situación, los genes del altruismo beneficiarían sobre todo a portadores de genes altruistas, y los genes egoístas sólo perjudicarían a portadores de otros genes egoístas. Esta mezcla periódica de individuos altruistas y egoístas podría hacer que la selección de grupo se impusiera a la implacable selección individual que favorece a los egoístas. La diferencia entre los modelos clásicos de selección de grupo desmantelados por Williams y el modelo de Wilson es que los altruistas no están condenados a verse explotados por los egoístas dentro de su grupo, sino que tienen ocasión de elegir con quién quieren agruparse. Ello permite aumentar la frecuencia de altruistas en ciertos grupos, y si ésta supera cierto umbral, los grupos con mayoría de altruistas tienen ventaja en la competencia entre grupos. Wilson entiende que la selección de parentesco de Hamilton es un caso particular de su modelo de selección de grupo, sólo que aquí no se trata de buscar individuos similares para asociarse con ellos, porque la similitud ya viene dada de nacimiento. En cualquier caso, la tendencia de agrupación por contagio que propone Wilson podría permitir la selección de grupo, aunque está por ver hasta qué punto es un modelo realista. En general, cualquier situación que permita que el comportamiento de los altruistas beneficie a otros altruistas más que a los egoístas facilitará la selección de grupo.

En realidad, toda esta discusión es bastante espuria. Para empezar, la evolución del altruismo y la cooperación no es tan problemática como pensaban Darwin y los neodarwinistas ortodoxos. Muchos organismos forman grupos cooperativos simplemente porque obtienen ventajas de ello. La prevalencia del mutualismo en la naturaleza indica que no hace falta compartir genes para cooperar. De hecho, es más fácil que la cooperación evolucione cuando los cooperantes no son de la misma especie, porque entre individuos de distintas especies no hay competencia por el éxito reproductivo diferencial. Como ha señalado Peter Corning, a menudo la cooperación beneficia a todas las partes implicadas por las sinergias que conlleva [33]. La cooperación es algo que surge de manera espontánea en muchas situaciones y es premiada por la selección natural, incluso entre miembros de la misma especie. No es difícil ver que el «hoy por ti, mañana por mí» tendrá recompensa, por ejemplo, en situaciones de elevada incertidumbre en la disponibilidad de alimento. Desde los vampiros hasta los cazadores humanos, son legión las especies que exhiben algún tipo de altruismo recíproco. Una vez más, los que se empeñan en interpretarlo todo como conflictos de intereses egoístas encuentran paradojas donde no las hay. Quienes piensan así suelen aducir que el

altruismo recíproco no es un altruismo «genuino», porque no implica un menoscabo de la aptitud inclusiva (es decir, un decremento del éxito reproductivo directo o indirecto)[34]. Pero esto es una trampa semántica, porque se postula una definición de altruismo lo bastante restrictiva para excluir la posibilidad de que pueda evolucionar (de acuerdo con la definición sociobiológica, los altruistas genuinos están condenados a la muerte genética) y luego se argumenta que el auténtico altruismo es improbable en la naturaleza.

Sin genes no hay paraíso

La profusión del mutualismo y la cooperación en la naturaleza incomoda a los sociobiólogos de la vieja escuela (aunque ahora se hagan llamar «ecólogos evolutivos»), quienes contraatacan aduciendo que si hay selección de grupo es porque hay competencia entre grupos. El concepto de selección de grupo no hace más que trasladar el egoísmo despiadado por el que se rige la naturaleza de los individuos a los grupos. Así, las tendencias altruistas denotarían la existencia de una competencia feroz entre grupos en el pasado (lo cual vale también para la especie humana). El altruismo dentro del propio grupo obedece al egoísmo genético entre grupos. Algunos llegan a afirmar que los modelos de selección de grupo pintan un cuadro sombrío de la verdadera naturaleza del altruismo humano, y que al menos las teorías que nos retratan como falsos altruistas no necesitan del permanente conflicto entre grupos para sustentarse[35]. Admito que esto es cierto en parte. Contemplar el patriotismo como un bajo instinto disfrazado de ideal puede resultar revelador, y hasta terapéutico. Seguramente es verdad que los ideales patrióticos, religiosos o de cualquier otra índole asociados a la identidad tribal han sido mucho más destructivos a lo largo de la historia humana que el egoísmo individual. Pero esta visión pesimista de la naturaleza es tan sesgada como la visión optimista de armonía universal. Insisto en que ésta es más una discusión semántica e ideológica que científica.

Dicho esto, ni siquiera el altruismo auténtico según la definición sociobiológica puede evolucionar si los genes que lo hacen posible no se perpetúan de alguna manera. Como he señalado en el capítulo anterior, toda individualidad a cualquier nivel que sea relevante a efectos de selección darwiniana debe tener una identidad genética perpetuable, aunque sea difusa. Esto nos lleva a la cuestión del determinismo genético, según el cual los genes determinan los caracteres fenotípicos (incluida la conducta humana) hasta el último detalle. Buena parte del debate sobre las unidades de selección gira en

torno a la cuestión de si el proceso evolutivo puede reducirse a la propagación diferencial de genes individuales. El problema, como he apuntado en el capítulo anterior, es que los genes no son entidades materiales, sino paquetes de información que no pueden interactuar con el mundo físico si no es a través de sus productos (los organismos). Por eso los genes no pueden ser objeto de selección como tales. En realidad, no existe una unidad de selección fundamental. La selección natural no privilegia ningún nivel de organización concreto. Como ha señalado Peter Corning, la selección darwiniana ha favorecido a menudo las asociaciones entre entidades biológicas porque los elementos asociados se replican mejor que cada uno por separado. Las células o los organismos pluricelulares no se propagan para perpetuar los genes de los que son portadores, simplemente lo hacen. Esto es una obviedad. Afirmar que los organismos no son más que vehículos de sus genes no es incorrecto por implicar un reduccionismo genético extremo, sino porque es una metáfora engañosa que introduce una falsa flecha causal. Lo que vienen a decirnos los reduccionistas genéticos es que una gallina no es más que la manera que tiene un huevo de producir otro huevo[36]. Pero es igualmente cierto que un huevo no es más que la manera que tiene una gallina de producir otra gallina. Podemos preguntarnos quién se sirve de quién, pero esto es buscar actores donde no los hay. Simplemente, la selección natural es un proceso algorítmico que se pone en marcha tan pronto como tenemos sistemas autoorganizativos capaces de replicarse.

Los genes se propagan a través de la reproducción diferencial de sus fenotipos correspondientes. Son los fenotipos los que compiten más o menos eficazmente por los recursos, mientras que los genotipos aseguran la transmisión de rasgos adaptativos entre generaciones. Si todo lo que quieren decir Williams, Dawkins y otros es que la evolución de ciertos rasgos (como la esterilidad de las castas obreras en algunos insectos sociales) se puede entender mejor si adoptamos el punto de vista centrado en los genes, los cuales codifican adaptaciones que permiten su propia propagación, en lugar de pensar sólo en la reproducción de los organismos individuales, entonces no hay nada que objetar. Contemplar el cambio evolutivo desde el punto de vista de la transmisión de la información genética o desde el punto de vista de las interacciones ecológicas son dos formas distintas de considerar el mismo fenómeno. El seleccionismo génico permite entender la selección de grupo, no refutarla (como pretenden los darwinistas ultraortodoxos). Los genes responsables del altruismo se han perpetuado porque el sacrificio de sus portadores ha beneficiado sobre

todo a otros portadores de genes «altruistas». En este caso los fenotipos competidores no corresponden a organismos individuales, sino a individualidades supraorganísmicas (desde simples colonias hasta auténticos superorganismos). Pero para comprender por qué la selección no se ejerce sobre los organismos individuales, sino a un nivel más alto, hay que entender que los genes de todos los miembros del grupo funcionan como un genoma integrado cuyos alelos componentes tienen aptitudes inclusivas resultantes de la suma de las aptitudes de los portadores individuales. Esto sólo puede hacerse aplicando el seleccionismo génico.

Los genes tienen mala prensa, porque se supone que la determinación genética del comportamiento es incompatible con la libertad humana. Pero este prejuicio se deriva de la creencia errónea de que las conductas innatas son incorregibles. En cualquier caso, tampoco la sociobiología moderna (o, mejor dicho, la ecología evolutiva del comportamiento) se compromete ya con un determinismo genético estricto. Hace tiempo que los primates apostaron fuerte por la plasticidad fenotípica (y en particular la plasticidad comportamental) y nuestra especie no ha hecho más que exacerbar esa tendencia. Los genes responsables de dicha plasticidad pueden así perpetuarse de una generación a otra aunque cambien las condiciones ambientales, porque el fenotipo puede adaptarse sin necesidad de que cambie el genotipo. El fenotipo cambia, pero la identidad genética se mantiene. Al final, cualquier logro evolutivo pasa por los genes.

Cooperación universal

La máxima expresión de la visión cooperativista de la evolución es la hipótesis de Gaia, según la cual nuestra biosfera está regulada de manera favorable para todo el mundo por los propios organismos que la habitan. Esta idea ha suscitado mucha controversia al plantear procesos evolutivos que no tienen que ver con la selección de variantes que compiten por el éxito reproductivo diferencial, sino con una suerte de cooperación a escala ecosistémica y planetaria[37]. Los modelos teóricos para explicar esta cooperación en el mantenimiento de las condiciones favorables a la vida, como el del «mundo de las margaritas», intentaban compatibilizar esta idea con cierto proceso de selección entre variantes más o menos cooperantes. Los darwinistas ortodoxos objetan que la selección natural sólo se rige por el beneficio inmediato y opera con las variantes disponibles «aquí y ahora», por lo que no está claro cómo puede favorecer ciertas variantes por sus

ventajas a escala planetaria y a largo plazo. El modelo de mundo de las margaritas más simple postula la existencia de margaritas blancas y negras que mantienen una «homeostasis» de la temperatura planetaria al absorber más o menos luz solar (las flores blancas reflejan la luz y enfrían la superficie, mientras que las flores negras absorben luz y la calientan, y al final sus abundancias relativas se instalan en un equilibrio donde ambas formas prosperan). Los críticos objetan que el equilibrio final alcanzado se sustenta en parámetros escogidos para asegurar la estabilidad del sistema. En otras palabras, que se trata de modelos a la medida y *a posteriori* para explicar la sorprendente adecuación de las condiciones planetarias a la vida. En principio, nada impide que surjan margaritas blancas con una temperatura óptima de crecimiento lo bastante baja para causar la extinción de las margaritas negras antes de que su proliferación se detenga por el descenso de la temperatura planetaria. De hecho, si la biosfera funcionara tal como predice la hipótesis de Gaia, resultaría difícil explicar por qué tantas formas de vida se han extinguido a lo largo de la historia evolutiva de la Tierra. Las sinergias que favorecen el mutualismo cooperativo no pueden operar a escalas más allá del beneficio directo e inmediato para las partes implicadas en forma de éxito reproductivo.

Por otra parte, no está tan claro que el clima planetario exhiba el grado de homeostasis que le atribuye la hipótesis de Gaia. Algunos cambios climáticos drásticos parecen haber provocado extinciones masivas sin que Gaia haya podido hacer nada para evitarlo. Es más, algunas de las mayores crisis biosféricas que ha contemplado nuestro planeta han sido causadas por los propios organismos (y no me refiero a la especie humana). Sin ir más lejos, la atmósfera oxigenada tan distintiva de la Tierra tiene su origen en la «contaminación» global causada por los primeros organismos fotosintetizadores, que emitían oxígeno libre como producto de desecho, y que provocó el exterminio de la mayoría de los organismos anaerobios que poblaban el planeta, para los cuales el oxígeno era un veneno. Hoy día, los descendientes de los pocos supervivientes de aquel holocausto precámbrico sobreviven relegados a entornos anóxicos como las aguas estancadas o los intestinos de los animales.

Los biólogos teóricos en general prefieren pensar que la regulación a escala planetaria derivada de la actividad biológica es un efecto colateral de las adaptaciones que promueven la propagación de los organismos. Por ejemplo, si los ecólogos detectan mecanismos de regulación de la natalidad dependientes de la densidad de población (como una reducción de la fecundidad cuando aumenta la densidad

demográfica), no interpretan tales mecanismos como adaptaciones de los propios organismos para mantener sus poblaciones por debajo del umbral de sobreexplotación de los recursos de los que dependen, sino como una consecuencia del empeño de todos los individuos en dejar tanta descendencia como sea posible en situaciones de competencia exacerbada. La regulación dependiente de la densidad poblacional es beneficiosa para la persistencia de las poblaciones, pero no es una adaptación de grupo[38]. El gran mérito de la hipótesis de Gaia, no obstante, es su énfasis en la interconexión entre los organismos y el entorno abiótico a una escala más global que la de los modelos ecosistémicos tradicionales o ideas como el fenotipo extendido o la construcción de nichos[39]. Aunque Gaia sea un efecto colateral de la coevolución de los organismos en los ecosistemas, es importante comprender cómo interactúan los ciclos biogeoquímicos a escala planetaria para mantener cierta homeostasis, y si dicha homeostasis global es esperable en otros planetas (una cuestión sobre la que volveré en el último capítulo de este libro).

7
¿Juega la evolución a los dados?

Nos queda por examinar un último frente de ataque al darwinismo, capitaneado —cómo no— por Stephen Jay Gould. En los capítulos anteriores hemos considerado tres líneas de ataque, cada una de las cuales se concentraba en uno de los tres pilares del darwinismo. Las críticas de las que nos ocuparemos aquí, en cambio, cuestionan la validez de la teoría entera, y conciernen a su dominio de aplicación en lo que respecta a la escala temporal. Para el darwinismo ortodoxo, la macroevolución (el cuadro evolutivo a la escala del tiempo geológico, donde las especies aparecen y desaparecen, sin que sea posible discernir transiciones graduales entre ellas en la mayoría de los casos) no es más que una extrapolación de la microevolución (es decir, el cambio anagenético adaptativo por selección natural) a la escala geológica, donde el tiempo no se mide en generaciones, sino en millones de años. En rigor, la teoría darwiniana de la evolución no explica la extinción de las especies. En la visión de Darwin, las especies no mueren, sino que se transforman lentamente en otras, en un proceso gradual y «reversible». Por supuesto, la extinción se atribuye al fracaso adaptativo generalizado, pero no se aclara por qué unas especies son capaces de hacer frente a los nuevos retos adaptativos y otras no. Se ofrece un mecanismo que explica satisfactoriamente la adaptación, pero no se propone ningún mecanismo igual de general y convincente para explicar el fracaso adaptativo.

Neocatastrofismo y loterías evolutivas

A diferencia de los darwinistas ortodoxos, los paleontólogos que cuestionan la extrapolabilidad de la microevolución a la macroevolución conceden todo el protagonismo del drama (macro)evolutivo a la extinción y omiten por completo la adaptación. En cierto modo, este estilo de pensamiento viene a ser una versión

evolucionista (que no darwiniana) del catastrofismo decimonónico [1]. El argumento de estos críticos puede resumirse en que las grandes extinciones son procesos al azar totalmente ajenos a la selección natural ordinaria, y que condicionan profundamente la evolución posterior [2]. Como escribe el paleontólogo David Raup, los que se han extinguido en tales coyunturas catastróficas no es que tuvieran malos genes, sino que simplemente tuvieron mala suerte [3]. Esta tesis viene apoyada por la evidencia incontestable de extinciones masivas recurrentes y «súbitas» a escala macroevolutiva, algunas asociadas a impactos de meteoritos.

Las extinciones en masa se caracterizan por la desaparición de grupos enteros de organismos del registro fósil en lapsos tan «breves» como unos pocos millones de años [4]. Pueden describirse como series de episodios de extinción conjuntos, ecológicamente selectivos y de corta duración (menos de cien mil años). Los episodios suelen estar espaciados por periodos de entre cien mil y quinientos mil años, aunque en conjunto abarcan de un millón a tres millones de años [5]. A pesar del carácter escalonado y prolongado de tales procesos, en las presentaciones populares las grandes extinciones aparecen como episodios catastróficos globales e instantáneos, en lo que podemos llamar «modelo del interruptor» [6]. Grupos enteros de organismos desaparecen de pronto como si se hubiera accionado un interruptor. La conclusión de algunos estudiosos de estas extinciones es que se deben a catástrofes planetarias, y que ninguna adaptación de los organismos permitiría predecir la extinción diferencial de grupos. La suerte que correrá cada especie es una lotería que no nos permite predecir qué grupos van a resultar más afectados, ya que tales episodios catastróficos (al menos a escala geológica) pillan a las especies «desprevenidas», sin darles tiempo a adaptarse mediante mecanismos darwinianos.

Hay varias cuestiones que no suelen tenerse en cuenta a la hora de interpretar las grandes extinciones responsables de la pretendida lotería macroevolutiva. Para empezar, están los problemas de cálculo de las frecuencias de extinción en que se basa su estudio. Luego está el tema de la selectividad de estos procesos (o, mejor, su ausencia). Por último, está la cuestión de su duración real. Comencemos por la fiabilidad de los cálculos de las frecuencias de extinción en el registro fósil. Hay cierta controversia acerca de cómo distinguir las extinciones masivas de la llamada extinción de fondo, es decir, la extinción de especies que se considera «normal». ¿Tienen las grandes extinciones causas cualitativamente diferentes de las que explican la extinción normal, o la diferencia sólo es de grado? El paleontólogo Antoni

Hoffman, por citar una voz influyente, desconfiaba mucho de la objetividad de la distinción entre extinción en masa y extinción de fondo. Según Hoffman, la distribución de las frecuencias de extinción de familias de animales marinos por millón de años se parece más a una distribución aleatoria unimodal que a un modelo con dos clases distintas de fenómenos, correspondientes a extinción de fondo y extinción masiva. Pero los cálculos de las frecuencias de extinción tampoco están exentos de arbitrariedad [7].

Uno de los problemas de estos cálculos es que se toman taxones muy inclusivos (es decir, que abarcan gran número de formas de vida diferentes agrupadas por sus semejanzas físicas) no necesariamente monofiléticos (es decir, que todas las especies incluidas descienden de un ancestro común). Por ejemplo, si consideramos que las aves descienden de un grupo de dinosaurios, entonces, según un criterio filogenético riguroso, y no fenético o de semejanza superficial, los dinosaurios no se extinguieron del todo a finales del Cretácico, sino que continúan entre nosotros (y no precisamente como un grupo marginal, a juzgar por el número de especies de aves que pueblan hoy el planeta). Pero este argumento es un tanto tramposo. Está claro que, por mucho que puedan verse como dinosaurios modificados, las aves son un grupo con la suficiente entidad propia para constituir una categoría separada.

El rango de los taxones estudiados por los paleontólogos (géneros, familias, órdenes, clases, etcétera) es difícilmente comparable entre grupos de organismos distintos, pues se trata de clasificaciones basadas en grados de semejanza o parentesco con otros taxones. ¿Es un orden de aves equivalente a un orden de mamíferos? No necesariamente, porque los taxones superiores se establecen según criterios más o menos arbitrarios que sirven para agrupar las especies en clasificaciones jerárquicas. Así, los estudios sobre longevidad de taxones fósiles en los que se comparan familias de mamíferos con familias de moluscos bivalvos, por ejemplo, presuponen que las familias son taxones que tienen un sentido absoluto, el mismo para todos los grandes grupos de organismos, y no relativo. ¿Qué nivel taxonómico en los bivalvos equivale al nivel de familia en los mamíferos? Algunos autores han puesto en evidencia las comparaciones entre grupos de organismos muy distintos. Si la escala de las diferencias morfológicas y genéticas varía sobremanera entre los distintos tipos de organismos, es imposible aplicar criterios uniformes para establecer niveles taxonómicos comunes. Sólo deberían compararse grupos estrechamente relacionados, donde los criterios morfológicos para reconocer fósiles a un nivel taxonómico

dado sean homogéneos[8].

Otra dificultad a la que se enfrentan los análisis de frecuencias de extinción tiene que ver con la preservación de los fósiles. Por ejemplo, durante las extinciones masivas de finales del Pérmico y del Cretácico se produjeron retrocesos del mar en zonas muy amplias, con la consiguiente merma de la sedimentación y formación de estratos fosilíferos. Una consecuencia de esto es la «resucitación» de grupos de organismos después de que parezcan haber desaparecido durante el periodo de regresión marina. Cuando las tasas de sedimentación cambian mucho, es muy difícil distinguir entre episodios de extinción de un siglo o de cien milenios de duración. Las catástrofes realmente súbitas (como podría ser la destrucción causada por el impacto de un meteorito) son imposibles de documentar sólo a partir del registro estratigráfico[9]. Además, el registro fósil está obviamente sesgado, ya que las formas con esqueletos o partes duras y mineralizadas altamente susceptibles de preservarse están sobrerrepresentadas. El registro fósil de animales de cuerpo blando es casi inexistente. Por otra parte, las especies con tamaños poblacionales pequeños pueden mostrarse esquivas en el registro fósil, y ciertas especies pueden haber sobrevivido en refugios locales donde no se preservaron. Todo ello invita a pensar que la frecuencia de extinción puede haberse sobrestimado en muchos casos[10]. El descubrimiento de celacantos vivos, a pesar de que los últimos fósiles de su orden tienen más de sesenta y cinco millones de años de antigüedad, evidencia las limitaciones de la preservación incluso para organismos provistos de esqueleto óseo y de buen tamaño. Muchos grupos surgen de pronto en el registro fósil, con toda su fauna asociada (herbívoros con carnívoros, por ejemplo), sin que su origen pueda situarse en el tiempo de manera siquiera aproximada. Dado el carácter arbitrario de la distinción de las grandes extinciones como un fenómeno particular en la historia de la vida, sólo una uniformidad en su origen causal permitiría caracterizarlas[11]. En el modelo de la lotería, este pretendido origen causal común se ha buscado en los impactos de meteoritos.

¿Quiénes tienen más números para extinguirse?

A pesar de todas estas objeciones, es innegable que la historia de la vida ha contemplado episodios de extinción más o menos masiva, que se han atribuido sobre todo a cambios climáticos, como se deduce de la observación de que las apariciones de especies exhiben agregación temporal y de que existe una evolución coordinada en grupos

diferentes[12]. Aunque algunos pretendan que el patrón de extinciones es aleatorio e independiente de la ecología, existe una vulnerabilidad a la extinción que difícilmente puede deberse al azar. A pesar de la desatención de algunos paleontólogos a la ecología y su atracción por las recurrencias misteriosas, en la bibliografía paleobiológica no faltan propuestas de signo ecológico para explicar las pautas de extinción y radiación adaptativa[13]. Tras una revisión exhaustiva de la bibliografía sobre vulnerabilidad a la extinción, el paleobiólogo Michael McKinney concluyó que la extinción es bastante selectiva, y que existe una considerable concordancia en los rasgos que influyen en la supervivencia diferencial a distintas escalas temporales[14]. McKinney enumera veinte rasgos que se han asociado a pautas de extinción selectiva a escalas temporales ecológicas (años) y geológicas (centenares de miles de años). Por ejemplo, las diatomeas planctónicas (algas fotosintéticas y, por ende, dependientes de la luz solar) podrían haber sobrevivido a la supuesta noche global provocada por el impacto de un meteorito que acarreó la extinción masiva de finales del Cretácico (la misma que, también supuestamente, acabó con los dinosaurios) gracias a que producen esporas resistentes evolucionadas para superar los largos y oscuros inviernos polares. Las plantas terrestres que sobrevivieron al mismo evento habrían sido las que, en respuesta a presiones selectivas previas, pasaban por fases de parada metabólica (árboles de hoja caduca, por ejemplo) o poseían bancos de semillas, o reservas almacenadas en raíces o tallos subterráneos. Curiosamente, la exposición a un evento de extinción masiva puede permitir que ciertos grupos de organismos se adapten a futuros eventos similares, lo que sugiere que ha habido adaptación por selección natural a determinadas condiciones limitantes durante el evento de extinción. Sólo un tercio de los géneros de moluscos bivalvos marinos sobrevivió a la extinción masiva de finales del Triásico, pero estas extinciones no fueron aleatorias en lo que respecta al modo de alimentación de estos organismos en condiciones de producción vegetal reducida. La evolución de larvas que se alimentaban de plancton podría explicar la resistencia a la extinción de esos mismos moluscos durante la crisis de finales del Cretácico[15]. Como veremos más adelante, la independencia de la incertidumbre del entorno puede proporcionar un criterio general de resistencia a la extinción en coyunturas especialmente críticas.

La Reina Roja

Un conocido modelo ecológico de susceptibilidad a la extinción,

propuesto por el paleoecólogo Leigh Van Valen, es el de la Reina Roja[16], llamado así por el personaje imaginado por Lewis Carroll en *A través del espejo*. En el relato, la Reina Roja le dice a Alicia que en su reino hay que correr sin parar para mantenerse en el mismo sitio. Lo que postula el modelo de Van Valen es que, dadas las múltiples interacciones ecológicas en las que están involucrados los organismos, aunque el medio físico no cambie hay que seguir adaptándose a los cambios derivados de la evolución de las otras especies y sus interacciones mutuas, porque el entorno biótico (fuentes de alimento, depredadores, competidores, parásitos) siempre está cambiando. La extinción sobreviene cuando una especie se queda atrás en esa carrera interminable. Éste es un fenómeno frecuente, porque la selección natural no siempre puede promover los cambios necesarios para asegurar la viabilidad de las poblaciones sometidas a numerosas presiones selectivas. Los procesos coevolutivos de este estilo determinarían la tasa de extinción normal, o de fondo.

El norteamericano David Jablonski, en contra del parecer de paleontólogos como Hoffman, ha propuesto que la supervivencia de taxones tras una gran extinción obedece a criterios diferentes de los que rigen para la extinción de fondo[17]. En apoyo de su tesis esgrime el caso de los géneros de moluscos bivalvos de finales del Cretácico, cuya riqueza de especies o amplitud de distribución geográfica pueden explicar su extinción de fondo, pero no su supervivencia durante la extinción masiva subsiguiente. Jablonski interpreta esta modificación de las reglas del juego como una suspensión de los procesos selectivos normales, y como prueba del carácter más o menos contingente de las grandes extinciones. Se supone que los géneros con más especies cubrirían un espectro más amplio de adaptaciones ecológicas, lo que les daría más oportunidades de librarse de la extinción. Si en las extinciones masivas no ocurre lo mismo, es que hay algo más que la selección natural en juego. No obstante, la selección natural puede actuar de modo muy diferente en función de la magnitud de los cambios ambientales. Si el nicho ecológico está conformado normalmente por múltiples presiones selectivas bióticas y abióticas, un cambio de gran magnitud en el entorno abiótico puede hacer que una única presión selectiva determine o no la persistencia del nicho. Otros paleontólogos piensan que las innovaciones evolutivas más importantes de la historia de la vida se deben en gran medida a los cambios en los parámetros de la selección natural asociados a las grandes extinciones[18]. En otras palabras, cambian los criterios de selección, pero ésta sigue actuando, por lo que no puede afirmarse que la supervivencia tras un episodio de extinción en masa sea una lotería.

Además, si los géneros con menos especies exhiben una especialización ecológica menor que los que contienen muchas especies, el supuesto de Jablonski no se sostiene, ya que una mayor abundancia de especies sólo implica un mayor espectro de adaptaciones si el grado de especialización de las especies es similar[19]. El patrón detectado por Jablonski no es tan extraordinario si se tiene en cuenta que no conocemos el grado de especialización ecológica de los taxones fósiles estudiados. Así pues, allí donde Jablonski quiere ver la signatura de procesos distintos de la selección natural, otros paleontólogos más ortodoxos sólo ven cambios en la intensidad y dirección de las presiones selectivas.

La tragedia de los especialistas

Los organismos altamente especializados suelen tener áreas de distribución y tamaños poblacionales más reducidos que las especies generalistas, dado que explotan una gama menor de recursos. Esto hace que su capacidad de superar crisis globales catastróficas sea inherentemente menor que la de especies más versátiles. La extinción preferente de los taxones más especializados durante los episodios de extinción en masa es una pauta corriente en el registro fósil[20]. Por ejemplo, los erizos de mar omnívoros sobrevivieron más que los herbívoros de aguas superficiales o los detritívoros de aguas profundas a la gran extinción de finales del Cretácico, lo que sugiere que este episodio de extinción masiva está relacionado con una carencia de recursos alimentarios.

Los paleontólogos se refieren a los grupos de especies que persisten sin cambios durante millones de años en virtud de la fuerza estabilizadora de la asociación como unidades ecológico-evolutivas[21]. La interdependencia ecológica y la coevolución de nichos y mutualismos pueden proporcionar una fuerza estabilizadora que independice a estas unidades de las fluctuaciones más o menos esperables del entorno. La interdependencia ecológica de las especies determinaría la persistencia a largo plazo de comunidades enteras, en lo que se ha descrito como «ensamblaje ecológico»[22]. La contrapartida es que, a partir de cierto umbral de cambio ambiental, la comunidad entera puede venirse abajo debido a la estrecha interdependencia de sus miembros. La destrucción antropogénica de ciertas especies clave en estos ensamblajes está destruyendo su resistencia a las invasiones, determinando así su ruptura y la desaparición de las especies que los constituyen. Esta característica de la actual crisis de pérdida de biodiversidad probablemente ha sido una

pauta general en los episodios anteriores de extinción masiva, a pesar del desdén de algunos paleontólogos hacia la neontología (el estudio de las poblaciones actuales para entender las extinciones del pasado) [23]. Las reticencias al concepto de ensamblaje ecológico tienen que ver con el éxito actual de muchas especies invasores solitarias, pero en muchos casos el ensamblaje receptor ya estaba debilitado por la influencia humana. En cualquier caso, la competencia entre especies que explotan los mismos recursos es una causa importante de extinción, como en el bien conocido ejemplo de la desaparición de muchos mamíferos sudamericanos tras la apertura del istmo de Panamá y la invasión de especies norteamericanas [24].

Hay características de las especies que las hacen más resistentes a la extinción, y se refieren a propiedades ecológicas como el generalismo, el oportunismo o la adaptabilidad, todas las cuales son producto de la selección natural [25]. Si el ambiente fluctúa impredeciblemente, es de esperar un incremento evolutivo de la plasticidad fenotípica, en vez de formas altamente especializadas y rígidamente adaptadas a entornos locales. Como ya hemos visto, la plasticidad fenotípica no es más que la modificación del fenotipo en función del entorno, lo que permite que un mismo genotipo pueda expresar el fenotipo más adecuado (dentro de su norma de reacción) al entorno en el que se desarrolla el organismo. A diferencia de la adaptabilidad estrictamente darwiniana, que es una propiedad poblacional (y depende de la variabilidad genética), la plasticidad fenotípica proporciona adaptabilidad individual. Por eso es la principal aliada de la selección estabilizadora, ya que permite la persistencia de los genotipos en entornos variables. Por tanto, la resistencia a la extinción debería correlacionarse positivamente con la plasticidad fenotípica. Es difícil comprobar diferencias de plasticidad fenotípica en el registro fósil, pero la actual crisis de la biodiversidad podría permitir estudiar la asociación de la plasticidad fenotípica con la resistencia a la extinción [26].

El papel de la dispersión también es importante. Hay grupos fósiles de dispersión reducida, intensa cladogénesis (especiación o bifurcación de nuevas ramas o clados), vida corta en el registro estratigráfico y menor variabilidad fenotípica intraespecífica, y grupos con las características opuestas. Las especies de dispersión restringida muestran mayor tendencia a hacerse politípicas (es decir, a variar de una zona a otra), lo que conduce a especiación alopátrica (formación de especies por separación de poblaciones). Las ramas evolutivas que incluyen especies de ámbito local serían más propensas a la especiación, lo que incrementaría las oportunidades de evolución

divergente. Por otro lado, una dispersión corta podría asociarse a mayor especialización y propensión a la extinción a causa de cambios ambientales inusuales. Además, un área de distribución reducida aumentaría la probabilidad de que un cambio regional acabara con la especie. Un área de distribución amplia debería reducir la probabilidad de extinción por implicar un mayor tamaño poblacional o una menor probabilidad de desaparición total del hábitat de la especie. Pero el tamaño poblacional en sí mismo reduce tanto la probabilidad de que alguna fluctuación aleatoria acabe en extinción como el impacto de factores ecológicos. Es difícil separar los efectos del área de distribución y del tamaño poblacional, dado que ambos suelen estar correlacionados. Las especies corrientes en el registro fósil también suelen ser extraordinariamente longevas[27].

El parasitismo y las enfermedades son temas ajenos a las especulaciones de los paleobiólogos, pero la evolución de mecanismos de defensa tan sofisticados como el sistema inmunitario de los vertebrados nos da alguna idea de su impacto en el pasado. Los efectos del clima y del desplazamiento de los continentes son los preferidos por los paleontólogos, porque pueden estudiarse geológicamente. El cambio climático en curso puede ayudarnos a entender los efectos de cambios parecidos en el pasado. Además, la comprensión de los efectos de la latitud en la diversidad biológica puede ayudarnos a entender la distribución de puntos de diversificación en el pasado. Si la cladogénesis es mayor en los trópicos, como se desprende del mayor número de especies a latitudes bajas, allí habría más oportunidades para la evolución de adaptaciones genuinamente nuevas. Con más especies, el potencial para la evolución de nuevas interacciones ecológicas, nuevos mutualismos, relaciones de competencia o carreras de armamentos entre depredadores y presas, o entre parásitos y huéspedes, sería mayor. De hecho, se ha comprobado que la aparición de órdenes nuevos de organismos marinos es más frecuente en los trópicos[28]. Estas regiones ofrecen una estabilidad ambiental que ha permitido la supervivencia prolongada de especies y ha facilitado el establecimiento de tramas de mutualismos. Todas estas ideas vinculan la explicación de las pautas de diversidad y extinción de especies fósiles a la ecología. Estos pocos ejemplos deberían bastar para dejar claro que las extinciones en masa no son el resultado de una lotería, sino que afectan a unos grupos de organismos más que a otros, debido esencialmente a diferencias de adaptabilidad (en forma de plasticidad fenotípica y capacidad de anticipación) y procesos de ecología de poblaciones. Más que una lotería, se trata de un concurso de

méritos[29].

¿Selección o catástrofe?

Como acabamos de ver, las extinciones pueden ser ecológicamente selectivas y predecibles. A partir de este hecho, los paleontólogos fieles al darwinismo ortodoxo concluyen que las propiedades que suelen asociarse con la supervivencia individual son extrapolabas a la supervivencia de taxones[30]. La selección natural opera siempre que exista variación fenotípica heredable con efectos sobre el éxito reproductivo en un entorno determinado. Este algoritmo seguirá ejecutándose incluso en medio de una crisis a escala planetaria, y podrá determinar adaptaciones que expliquen el éxito subsiguiente de los grupos de organismos que las posean. Así, la misma selección natural que opera en los periodos de extinción normal promoverá adaptaciones que posteriormente determinarán la supervivencia o extinción de los distintos taxones. Ahora bien, ¿en qué consisten tales adaptaciones? A fin de cuentas, la selección en los buenos tiempos, cuando el entorno apenas cambia o lo hace de manera regular y predecible, promueve la eficacia biológica, a menudo mediante la especialización creciente. Pero, como ya observara el paleontólogo Edward Drinker Cope[31] a finales del siglo XIX, las especies fundadoras de linajes prósperos (como los dinosaurios o los mamíferos) tienden a ser formas no especializadas, capaces de sobrevivir en un amplio espectro de hábitats y climas[32]. Y las grandes radiaciones evolutivas suelen venir tras una gran extinción.

Así pues, las extinciones en masa son, esencialmente, diezmaciones selectivas de especialistas y, en general, especies con una adaptabilidad darwiniana (es decir, poblacional) disminuida, como es el caso de los organismos de tiempo de generación largo, cuya mayor inercia evolutiva menoscaba su capacidad de respuesta adaptativa mediante el mecanismo puramente darwiniano de mutación o recombinación genética y selección posterior. Los generalistas, en cambio, se han especializado en no especializarse, y han apostado por la versatilidad y la adaptabilidad (que no la adaptación) individual, aun a costa de la eficiencia. Pero esta versatilidad sólo será premiada por la selección natural cuando el entorno sea lo bastante inconstante para superar la capacidad de adaptación de las poblaciones por mecanismos puramente darwinianos. En circunstancias normales, esto sólo ocurre en entornos marginales especialmente impredecibles, que fuerzan a las especies a apostar por la adaptabilidad en detrimento de la eficiencia. En tales condiciones, múltiples fuentes de estrés

ambiental favorecen la adquisición de rasgos (como la plasticidad fenotípica) que implican menos especialización y más resistencia a periodos inusualmente prolongados de escasez de recursos, o lo que es lo mismo, mayor capacidad de anticipación. Pero más versatilidad suele implicar menos eficiencia. Por eso los generalistas suelen ser desplazados por otros organismos más eficientes y competitivos a medida que progresa la sucesión ecológica, y lo mismo ocurre a escala macroevolutiva.

En la visión darwiniana clásica, los organismos se adaptan lentamente a un entorno que cambia lentamente. Pero a menudo el entorno cambia de manera más rápida, drástica e impredecible de lo que permite la capacidad de respuesta adaptativa por vía anagenética de los organismos. Esto vale especialmente para las crisis biosféricas que llevan a las extinciones masivas, las cuales representan un extremo del espectro de perturbaciones ambientales, que van desde pequeñas fluctuaciones diarias hasta perturbaciones catastróficas a escala planetaria. En tales periodos de crisis, el régimen de selección cambia. El proceso evolutivo ya no se rige mayormente por la anagénesis reversible, sino por la extinción irreversible. En este sentido, se puede decir que las extinciones masivas son procesos «catastróficos», aunque no hay ninguna lotería cósmica en juego, sino que son catástrofes derivadas de la intensificación y el cambio de régimen de la selección natural. Los organismos que superan tales crisis no lo hacen porque les haya tocado la lotería, sino porque están «preadaptados» (con perdón por emplear esta palabra tabú para los filósofos de la biología) para responder a circunstancias inusuales. Por ejemplo, en pleno auge de los dinosaurios, los mamíferos tendieron a evolucionar hacia formas pequeñas homeotermas, capaces de mantener una actividad metabólica elevada incluso en condiciones de baja temperatura (como por la noche) y reducir su gasto energético total en periodos de escasez mediante adaptaciones como la hipotermia facultativa y la hibernación. Estas adaptaciones a la escasez estacional de recursos podrían haber facilitado su supervivencia a la crisis que acabó con los dinosaurios. En el caso de las aves, a la homeotermia se suma el dominio del espacio que proporciona el vuelo, lo que les habría permitido desplazarse con facilidad en busca de los entornos más favorables en cada momento.

Por todo lo expuesto, en cierto sentido sí puede decirse que la extinción masiva es un proceso significativamente diferente de la extinción de fondo. En tiempos de bonanza el proceso evolutivo tiene que ver sobre todo con el éxito reproductivo diferencial de los individuos, mientras que en los periodos de crisis tiene que ver más

con la extinción diferencial de las poblaciones. Por lo tanto, la extinción masiva puede verse como un proceso de «selección de especies» (entre comillas, porque es una selección de especies perfectamente reducible a selección individual). Pero la diferencia entre la extinción en masa y la extinción de fondo es sólo relativa. En ambos casos hay adaptación y extinción; la diferencia reside en la importancia relativa de uno u otro fenómeno. Comoquiera que sea, la selección natural tiene un papel decisivo en el resultado final de las extinciones masivas.

¿Se extinguieron los dinosaurios por culpa de un meteorito?

Las grandes extinciones tienen poco que ver con los eventos cataclísmicos y súbitos que nos pintan los documentales sensacionalistas. El modelo del interruptor induce a pensar que las extinciones masivas acaban con grupos enteros de organismos en pocos años, pero la realidad es muy distinta. Esto vale también para la famosa extinción de los dinosaurios, atribuida al impacto de un meteorito. En realidad, la desaparición del grupo de la escena fósil sigue una pauta más o menos escalonada (aunque es cierto que el escalón más importante se asocia a perturbaciones climáticas relacionadas con el impacto de un meteorito). El comienzo de la gran extinción puede situarse entre 1 y
1,5
millones de años antes del fin del Cretácico, con una abrupta pérdida de ecosistemas de arrecife y otros organismos tropicales. A este primer episodio le siguen tres escalones más, cada uno de los cuales abarca centenares de miles de años[33]. El número de generaciones de la mayoría de organismos supervivientes o extintos que caben en estos periodos es lo bastante grande para que la selección natural tenga tiempo de sobra para actuar. De hecho, la mayor (aunque no tan conocida) de todas las extinciones masivas, la del Pérmico, abarca varios millones de años[34]. De ahí que algunos autores piensen que las extinciones en masa no son más que picos de la variación normal de la tasa de extinción, resultado de un encadenamiento de episodios de extinción causalmente independientes. Para estos paleontólogos ortodoxos, casi todas las pautas descritas como «extinciones en masa» son casos poco frecuentes de coincidencias temporales (en un lapso de cientos de miles de años) en la acción de varios factores independientes cuyos efectos se suman para dar un pico en la distribución de la tasa de extinción[35]. Pero esto no explica la representación aumentada de los generalistas entre los supervivientes

a un episodio de extinción masiva.

La idea de que los dinosaurios se extinguieron todos de golpe es un mito que sigue perpetuándose por sus posibilidades narrativas, a pesar de las evidencias empíricas en contra. Además, se tiende a pensar en los dinosaurios como un grupo monolítico, pero lo cierto es que eran un grupo muy diverso cuyos subgrupos fueron extinguiéndose en distintas fases (es más, algunos sobrevivieron hasta principios del Terciario). De hecho, como ha señalado el paleontólogo Jordi Agustí, quizá deberíamos interrogarnos más por las razones del prolongado éxito del grupo, y no tanto por su desaparición «súbita» [36].

El modelo del interruptor se fundamenta en la evidencia de los efectos globales del impacto de un meteorito de grandes dimensiones que colisionó con la Tierra hace sesenta y cinco millones de años (presumiblemente en la actual península de Yucatán, donde hay un cráter de esa época). La principal evidencia de la repercusión global de este impacto procede de la capa de iridio que separa los estratos del Cretácico y del Paleoceno en muchas regiones del planeta (el llamado límite K/T). Hay quienes piensan que los dinosaurios ya estaban en franco declive antes del impacto [37]. También se registran declives significativos en muchos grupos de macroinvertebrados marinos mucho antes del límite K/T, lo que contradice la predicción del proponente de la teoría del meteorito, el físico Luis Alvarez, de que las extinciones en masa vienen después de los impactos, no antes. Además, hay evidencias de que la mitad de los linajes de vertebrados sobrevivieron a la catástrofe [38]. Esta fracción es sólo algo inferior al porcentaje de géneros que superaron otros picos de extinción inmediatamente anteriores y posteriores al límite K/T. De hecho, la presunta aniquilación en masa durante la transición K/T no es lo que más destaca en los datos paleontológicos. Muchos macroinvertebrados marinos (como los amonites, antepasados de los cefalópodos actuales) ya habían entrado en un importante declive un par de millones de años antes del límite K/T. Además, muchos grupos desaparecen del registro fósil antes de dicho límite. Por otra parte, los datos de distancias genéticas entre grupos de mamíferos y de aves indican que bastantes de los órdenes actuales ya se habían separado muchos millones de años antes del límite K/T, lo que sugiere que todos estos grupos sobrevivieron al famoso impacto del meteorito. Los mismos estudios también han revelado que los cuarenta órdenes de mamíferos que sobrevivieron a la transición K/T no se diversificaron en numerosas familias nuevas hasta quince millones de años después. La diversificación troncal de los mamíferos es muy anterior a la extinción de los dinosaurios, y la diversificación en familias es muy posterior.

Así pues, no puede establecerse un vínculo causal entre la extinción de unos y la diversificación de otros[39].

Una secuela del impacto del meteorito de Yucatán habría sido un periodo de enfriamiento global causado por la nube de polvo generada (una suerte de «invierno nuclear»). Pero esto no parece haber hecho mucha mella en anfibios, tortugas y cocodrilos, que sobrevivieron bastante bien a este episodio, a pesar de que, al ser animales de sangre fría, es de suponer que habrían resultado sumamente afectados por un periodo prolongado de bajas temperaturas. Estas especies ya eran sensibles al frío entonces, como lo evidencia su escasez en el registro fósil de latitudes altas. La lluvia ácida, que los partidarios de la teoría del impacto esgrimen como otra contribución a la extinción en masa del límite K/T, no es congruente con la elevada supervivencia de taxones de agua dulce, los cuales habrían sido más sensibles a una acidez elevada del medio. Otra presunta secuela del impacto habrían sido devastadores incendios a gran escala, pero eso habría ocasionado una extinción aún más masiva e indiscriminada de lo que revela el registro fósil. La escasa desaparición de taxones de plantas y animales de latitudes altas en conexión con la capa de iridio sugiere que los efectos del impacto no fueron tan globales. La flora y la fauna de estas regiones pasan anualmente por periodos de baja insolación (los inviernos boreales y australes), por lo que la selección natural les ha preparado para soportar periodos de poca luz como el derivado de la nube de polvo presumiblemente resultante del impacto.

Aparte del meteorito, otras causas pueden haber contribuido a la extinción masiva del límite K/T, como la retirada del mar de amplias zonas y el vulcanismo generalizado[40]. La regresión marina durante la transición K/T es una de las mayores de la historia del planeta, y coincidió en el tiempo con el impacto del meteorito de Yucatán. Hay eventos de extinción no asociados a impactos, y también impactos no asociados a ninguna extinción masiva. De hecho, la mayor de las grandes extinciones, la del Pérmico, no ha podido relacionarse con ningún impacto conocido, y seguramente se debió a una multiplicidad de causas (regresión marina, cambio climático y vulcanismo intenso, entre otras). También hay impactos que han dejado grandes cicatrices y no parecen haber sido causa de extinción masiva, como el que produjo el cráter de 45 kilómetros de diámetro en la plataforma continental de Nueva Escocia, de principios del Eoceno, o el gran cráter miocénico de Baviera. El impacto del límite K/T quizá fuera la puntilla para especies que ya estaban en declive por otras causas.

Una Némesis fantasmagórica

Los paleontólogos David Raup y Jack Sepkoski (dos significados neocatastrofistas) quisieron ver una periodicidad de unos veintiséis millones de años en los eventos de extinción en masa de animales marinos, que atribuyeron a impactos de objetos extraterrestres derivados de la perturbación de la nube de Oort por una hipotética estrella enana oscura compañera del Sol (bautizada como Némesis) [41]. Posteriormente, otros paleontólogos han echado agua al vino demostrando que la pauta muy bien podría ser aleatoria, o que el ruido introducido en los cálculos de las frecuencias de extinción por las lagunas del registro fósil podría explicar la periodicidad aparente[42]. El patrón estocástico es lo esperable si la pauta de las extinciones fuera el resultado de multitud de eventos de extinción independientes en una gran variedad de hábitats marinos diversos, cada uno determinado por procesos poblacionales y por supervivencia diferencial a cambios ambientales.

Para los críticos de la teoría de los impactos, éstos no pasarían de ser catalizadores de bucles retroactivos dinámicos en la circulación oceánica y atmosférica, por lo que un solo impacto no podría causar grandes extinciones que se extendieran durante millones de años[43]. El ecólogo Ramón Margalef (una opinión más que autorizada) se mostraba sumamente escéptico hacia la teoría de los impactos, y le parecía un abuso conjurar cualquier gran meteorito complaciente para explicar un cambio aparentemente catastrófico a escala geológica. Él prefería una teoría alternativa basada en la capacidad de las capas profundas de los océanos para acumular ingentes cantidades de CO_2 que podrían evacuarse a la atmósfera en poco tiempo al disminuir la estratificación de las masas de agua oceánica. El efecto invernadero resultante podría ser un disparador de extinciones en masa[44]. De hecho, estudios recientes sugieren que las extinciones masivas del pasado pueden haber tenido que ver con cambios climáticos. De los cinco episodios principales de extinción masiva reconocidos por los paleontólogos, cuatro (incluyendo el del límite K/T) parecen estar asociados con un incremento del efecto invernadero. Hay que hacer notar que la hipótesis del meteorito predice más bien un «invierno nuclear», y no un efecto invernadero, pero los estudios paleoclimáticos recientes no dejan claro que el clima experimentara un enfriamiento global súbito a finales del Cretácico[45]. Los cambios climáticos, más que los meteoritos, parecen estar detrás de las extinciones masivas.

La sexta extinción

El registro fósil es una versión incompleta, borrosa y distorsionada

de la historia de la vida. A menudo se afirma que la inmensa mayoría de las especies (el porcentaje exacto varía, pero siempre supera el noventa por ciento) que han existido en nuestro planeta ha acabado por extinguirse. El argumento de que la extinción es la norma podría cambiarse por «todas las especies cambian evolutivamente o se extinguen sin dejar descendientes»[46]. En cualquier caso, si la extinción irreversible hubiera sido el final más frecuente de una especie, hoy no existiría la riqueza de especies con la que aún contamos. Las especies existentes proceden de incontables especies fósiles que nunca se extinguieron de hecho, sino que se transformaron en otras. La mayoría de las que sí se extinguieron corrieron esa suerte porque se habían adentrado por vías evolutivas sin retorno y no tuvieron capacidad de respuesta a cambios que superaban su adaptabilidad (poblacional o individual) y su capacidad de anticipación disminuidas.

Los procesos de extinción estudiables en tiempos históricos consisten en la disminución de la población de una especie cuando la fecundidad no compensa la mortalidad. Por debajo de cierto umbral, factores aleatorios pueden comportar la extinción definitiva de la especie. Pero el azar no explica la extinción, que siempre es resultado de factores externos adversos. En ciertas coyunturas la Reina Roja no puede correr lo bastante deprisa (a menudo porque ha engordado demasiado, o se ha acostumbrado al trote y ha perdido velocidad). Por otra parte, la pérdida de variabilidad genética puede hacer que los últimos ejemplares de una especie sean vulnerables a enfermedades o a la irrupción de competidores y depredadores nuevos. Hay toda una rama de la biología, la biología de la conservación, que se ocupa de estos procesos. Muchos procesos poblacionales están asociados a umbrales por debajo de los cuales se producen cambios no lineales, colapsos en los que unas poblaciones en caída libre arrastran a otras que dependen de ellas en un derrumbamiento general de la red de interacciones ecológicas.

La lección de la llamada sexta extinción[47], inducida por la irrupción de la especie humana en la escena evolutiva, es que procesos que parecen instantáneos a escala geológica, y que en el registro fósil parecerían aún más abruptos que la transición K/T, pueden ser estudiados por los neontólogos como cambios en parámetros demográficos, en el acervo genético y en las interacciones con otras especies. Los procesos de extinción a los que estamos asistiendo son selectivos, no tienen nada que ver con sorteos de lotería, y afectan más y antes a unas especies que a otras. Por ejemplo, los grandes depredadores son los primeros en desaparecer en muchos ambientes.

En el mar, las especies de vida larga y fecundidad baja son las que peor soportan la explotación a la que están hoy sometidas. Las especies adaptadas a hábitats periódicamente perturbados, como las plantas colonizadoras de terrenos aclarados por incendios u otra causa, son las que mejor resisten la urbanización creciente de muchas regiones. Los parásitos que pasan de especies amenazadas al hombre tienen más perspectivas de futuro que los que no son capaces de dar el salto.

La selección natural previa tiene mucho que ver con la desaparición selectiva de poblaciones y especies. Por ejemplo, la abundancia de ciertas presas (como los conejos) en los ecosistemas mediterráneos ha llevado a la superespecialización de algunos depredadores (como el lince ibérico o el águila imperial), mientras que la ausencia de depredadores en islas ha conllevado la pérdida del vuelo en muchas aves isleñas (como el extinto dodo de isla Mauricio). La introducción de nuevos patógenos causantes de una elevada mortandad de presas, o de depredadores en islas, puede crear presiones selectivas nuevas insuperables para esas especies. La selección previa determina las características que afectan a la probabilidad de extinción. La selección sigue favoreciendo adaptaciones a la convivencia con la especie dominante, pero su acción puede ser demasiado lenta y la variación genética insuficiente para garantizar la supervivencia de muchas especies en un escenario de incremento exponencial de la presión humana sobre todos los ecosistemas planetarios. La selección presente ejerce directamente de ejecutora al operar de forma demasiado drástica y rápida para permitir una respuesta adaptativa a tiempo [48].

Por debajo de cierto tamaño poblacional, los efectos del azar acaban por imponerse a la selección, y la especie comienza a descender por la pendiente de la extinción. El factor causante de la presente extinción en masa es claramente ecológico: la explotación masiva por parte de una sola especie de los recursos ecosistémicos disponibles. A una escala temporal seguramente más dilatada, los efectos medioambientales a largo plazo de los impactos de meteoritos o cometas, o del vulcanismo, o de cambios climáticos drásticos, han ejercido en el pasado presiones selectivas insuperables para muchas poblaciones, incapaces de adaptarse con la variabilidad genética y el tiempo disponible. Un principio básico de la teoría darwiniana es que la selección actúa sobre la variación fenotípica disponible según las circunstancias. La extinción debida al fracaso adaptativo generalizado ante cambios drásticos del entorno es un corolario que seguramente se cumple a menudo. Pero tanto la capacidad de adaptación

(adaptabilidad) como el potencial de respuesta rápida al cambio (capacidad de anticipación) son producto de la selección natural. La lotería (contingencia) y el interruptor (saltacionismo) no pueden explicar la historia de la vida.

8
El largo ascenso por el monte improbable

Hemos llegado al principio. Digo esto porque los siete capítulos anteriores han sido una larga caminata de preparación para atacar la cima que me he propuesto escalar en este libro. Esa cima no es otra que la evolución de la vida inteligente, la culminación de un largo proceso de complicación y organización progresivas de la materia viva. Mi elección del adjetivo «progresivo» no carece de intención. La idea de una evolución progresiva que conduce inexorablemente de la simplicidad de las primeras células a la complejidad del ser humano es una intuición corriente fuera del ámbito de la biología evolutiva. A fin de cuentas, así es como la retratan todas las presentaciones populares de la historia de la vida en la Tierra, y más aún las de la historia evolutiva del género humano. Pero la cuestión del progreso evolutivo suscita hoy una incomodidad generalizada entre los biólogos evolutivos y los filósofos de la biología, que la consideran un falso problema. Buena parte de este rechazo emana de cierta crítica de signo ideológico, que considera la idea del progreso evolutivo como una herencia indeseable de los primeros tiempos del evolucionismo, cuando la evolución se contemplaba como un proceso de perfeccionamiento creciente cuya culminación era la especie humana, una visión que, según estos críticos, es un correlato del progreso de la humanidad preconizado por los ideólogos de la revolución industrial. Uno tiene la impresión, sin embargo, de que este rechazo visceral tampoco está desprovisto de carga ideológica, como se desprende de estas palabras de Gould: «El progreso es una idea nociva, culturalmente influenciada, incontrastable, inoperativa e intratable»[1].

Se ha escrito mucho sobre las motivaciones profundas de la cruzada de Gould contra el protagonismo de la selección natural en la teoría evolutiva. Llama la atención que dos científicos de ideología política similar como Gould y Maynard Smith (ambos eran radicales de izquierda) mantuviesen posturas científicas tan opuestas (el primero se suscribía a cualquier propuesta heterodoxa, mientras que el

segundo siempre fue un guardián de la ortodoxia). Sospecho que la diferencia tiene que ver con el hecho de que Gould era judío. Como él mismo insinuó más de una vez, no podía dejar de responsabilizar en parte al evolucionismo, y en particular a la idea de que unos grupos humanos estaban más «evolucionados» que otros, de desmanes como el darwinismo social o la antropología nazi. Gould acusó a menudo a los darwinistas ortodoxos de ser «progresionistas» (que no progresistas) aunque se negaran a reconocerlo. Éstos replicaban rasgándose las vestiduras y reafirmando que tal acusación carecía de fundamento, ya que ellos tenían tan claro como Gould que la teoría darwiniana no predice ninguna vía de progreso general y absoluto [2]. A lo sumo, sólo se puede hablar de progreso local y relativo, dado que las presiones selectivas siempre están cambiando, y lo más apto hoy puede dejar de serlo mañana. Pero no puede negarse que el razonamiento adaptacionista se basa en la idea de que la selección natural *mejora* el diseño organísmico, y supongo que para un racista o un darwinista social, el concepto «mejor», por mucho que hablemos sólo de una mejoría relativa y restringida, es una justificación más que suficiente de su pretendida superioridad evolutiva. Creo que ésta es la razón última del empeño de Gould en menoscabar el papel de la selección natural como mecanismo principal de la evolución.

Pero la psicología de Gould no es el tema de este libro. Como he dicho en el capítulo inicial, considero que los prejuicios ideológicos de cada cual son irrelevantes para el debate estrictamente científico y no deberían esgrimirse como argumento. No obstante, los prejuicios ideológicos pueden desvirtuar la discusión científica aunque no se expresen de manera explícita. Tengo la impresión de que la campaña de Gould ha tenido un efecto inhibidor en la discusión acerca del incremento evolutivo de la complejidad biológica. Gould acusaba a los biólogos evolutivos de la corriente ortodoxa (es decir, la gran mayoría) de que, en su fuero interno, siguen creyendo en el progreso evolutivo, a lo que éstos replican que su acusación no tenía fundamento, y se acabó la discusión. La posibilidad de que la evolución *realmente* tienda a incrementar la complejidad biológica ni siquiera se plantea, porque nadie quiere aparecer ante sus colegas como un creyente en el progreso y dar así pábulo a las críticas de Gould y sus adeptos. Simplemente, ésta se ha convertido en una cuestión políticamente incorrecta.

Obviamente, hoy día la discusión sobre las tendencias evolutivas no puede plantearse en los términos ingenuos de una progresión ascendente hacia un «punto omega» de alguna clase. Pero sí cabe interrogarse sobre la direccionalidad de los procesos evolutivos o, en

otras palabras, la existencia de tendencias que, por alguna razón, son favorecidas de manera recurrente por la selección natural. En este contexto parece lícito plantear la posibilidad de un progreso (con perdón) evolutivo que no sea un mero artefacto observacional.

Progreso evolutivo y «carreras de armamentos»

El gran paleontólogo George G. Simpson, uno de los artífices de la síntesis moderna, acuñó los términos de «microevolución», «macroevolución» y «megaevolución». Como ya hemos visto, la microevolución se refiere al cambio adaptativo dentro de las poblaciones por la acción de la selección natural, mientras que la macroevolución alude a la generación de nuevas especies. Simpson reservaba el término megaevolución para procesos evolutivos a gran escala, como las grandes radiaciones evolutivas, que implican la aparición múltiple y abrupta de numerosas innovaciones anatómicas y diseños nuevos (como sería el caso de la «explosión» cámbrica). Simpson estaba convencido de que la macroevolución era reducible a la microevolución (aunque no lo tenía tan claro en lo que respecta a la megaevolución). Esta sigue siendo la convicción de la corriente principal de la biología evolutiva. Pero la microevolución darwiniana es un proceso sin ninguna dirección preferente: las especies simplemente se adaptan a las presiones selectivas de turno, las cuales, aunque lentamente, cambian de manera caprichosa. Así, a un periodo de calentamiento del clima local o global puede sucederle otro de enfriamiento. Esta ausencia de direccionalidad del cambio evolutivo contrasta con nuestra percepción del mismo a escala geológica, donde se aprecia una tendencia general al incremento de complejidad: hace tres mil millones de años sólo había bacterias, después hubo plantas y animales pluricelulares, y ahora hay personas que conducen automóviles y chatean por Internet. Volviendo al símil termodinámico, esta paradoja se parece a la de la flecha del tiempo entrópica: a escala macroscópica el cambio es claramente direccional (hacia el estado de máxima entropía), mientras que a escala microscópica sólo vemos moléculas que se mueven erráticamente, sin que su movimiento nos permita discernir el comportamiento macroscópico del sistema.

Esta desconexión entre la evolución a escala generacional, carente de dirección, y la evolución claramente progresiva a escala geológica producía una profunda insatisfacción en Darwin. El mecanismo desnudo de la selección natural no podía explicar la escalera del progreso evolutivo, porque sólo puede dar cuenta de la adaptación a entornos locales cambiantes. Desde la perspectiva microevolutiva, la

degeneración estructural y funcional de un parásito puede ser tan adaptativa como la sofisticación biomecánica del ala de una gaviota. Darwin veía que su selección natural era insuficiente para construir una teoría de la evolución que diese cuenta de las pautas y vectores a escala megaevolutiva. Tras devanarse los sesos, encontró la direccionalidad que buscaba en la «carrera por la vida» (un antecedente de la Reina Roja de Van Valen) que forzaba a los organismos a incrementar y perfeccionar sus facultades. Por ejemplo, las presas adquirían sentidos cada vez más agudos para detectar a los predadores, y cada vez más velocidad de carrera para huir de ellos, y los predadores adquirían sentidos cada vez más agudos para detectar a las huidizas presas, y facultades físicas cada vez mayores para atraparlas. Estos bucles retroactivos ecológicos (conocidos informalmente como «carreras de armamentos») podían generar diseños cada vez más perfeccionados y complejos. De esta manera, Darwin se mantuvo fiel a su único nivel de selección inmediato y comprobable, y aseguró una evolución progresiva a base de imponer una condición de contorno sobre el estado ecológico[3].

Pero la no linealidad de las interacciones ecológicas no puede explicarlo todo. El problema es que, al final, la Reina Roja acaba por no avanzar más, por mucho que siga corriendo. La evolución (y más aún la coevolución) no sólo es conservadora, sino que tiende a hacerse inmovilista. Las relaciones depredador-presa (o herbívoro-planta, o parásito-huésped) acaban cristalizando en una superespecialización mutua. Como evidencia el fenómeno de la estasis, se llega a un punto donde las comunidades de organismos dejan de evolucionar y se instalan en la rutina, si no media algún empujón externo de alguna clase.

¿Está borracha la selección natural?

Una medida (un tanto burda, pero algo es algo) de la complejidad de un organismo pluricelular es la diversidad de tipos celulares que contiene. Pues bien, resulta que existe una elevada correlación entre el número de tipos celulares y la escala que va de los metazoos más simples y antiguos a los más complejos y modernos (por ejemplo, la diversidad de tipos celulares es mínima en las esponjas y máxima en los homínidos)[4]. Esto parece una evidencia incontestable del incremento evolutivo de la complejidad organísmica, pero Gould escribió todo un libro para rebatir esta idea. El argumento de Gould es que, aun admitiendo que haya habido un incremento evolutivo de la complejidad organísmica, ello no significa que exista una tendencia

evolutiva en ese sentido, sino que, simplemente, los diseños organísmicos han evolucionado *en todas las direcciones posibles*. En el modelo que Gould llamó «la marcha del borracho»[5], el curso de la evolución sigue un camino aleatorio. La selección natural sería como un borracho que sale tambaleándose de un bar, agarrándose a la pared, y comienza a andar dando bandazos. Puesto que la pared lateral constituye un límite infranqueable, el borracho, en su deambular errático, tiene más posibilidades de ir hacia el borde de la acera, aunque a menudo volverá a acercarse a la pared para luego volver a separarse. En términos más técnicos, en un sistema de movimiento lineal, limitado estructuralmente por un muro lateral, el desplazamiento aleatorio, sin ninguna dirección preferente, alejará inevitablemente la posición promedio del punto de partida inicial junto al muro. Análogamente, los valores medios o extremos de una medida de la complejidad organísmica podrían aumentar aunque ninguna tendencia evolutiva inherente favoreciera dicho incremento. La direccionalidad aparente sería un artefacto, fruto de la deriva aleatoria de los valores medios o extremos respecto del límite inferior de complejidad mínima, definido por la célula procariota.

De esta forma, Gould atribuye el aparente incremento de complejidad de los diseños organísmicos a escala megaevolutiva al simple incremento de la variedad de soluciones evolutivas, que compara con la difusión «pasiva» de las moléculas de una sustancia (como, por ejemplo, tinta) en un disolvente. Si mediante un separador confinamos todas las moléculas de tinta en una esquina del recipiente, al quitar el separador las moléculas irán dispersándose hasta distribuirse uniformemente por todo el recipiente, pero esto no se debe a que el movimiento de las moléculas tenga una dirección preferente. Ahora bien, esta analogía es engañosa, porque ningún incremento de la complejidad biológica es «pasivo», sino que siempre es producto de una selección activa. La evolución no es un paseo aleatorio (la única aleatoriedad reside en la variación seleccionable, pero no en el resultado de la selección). Aunque las presiones selectivas cambien de manera lo bastante caótica para que el curso de la evolución parezca azaroso, toda ganancia evolutiva de complejidad requiere una explicación. Además, aunque Gould no haga demasiado hincapié en ello, resulta bastante obvio que su modelo predice un incremento progresivo de la complejidad organísmica general, y más aún de su cota superior. Aunque Gould tuviera razón, da la impresión de que tarde o temprano su incremento de complejidad «pasivo» acabaría dando lugar a alguna forma de vida inteligente. Gould minimiza este hecho argumentando que la biosfera continúa estando

dominada por la vida procariota, y que, en cuanto a biomasa total, los organismos pluricelulares, y en particular la especie humana, son una cola estadísticamente irrelevante de una distribución de la complejidad biológica cuya moda estadística sigue estando cerca de la pared de complejidad mínima (una situación que describe como «la bacteria modal»). Pero esto es como decir que la ciencia carece de relevancia para la historia humana porque los científicos siempre han constituido una fracción ínfima de la población. Puede que haya muchas más bacterias que seres humanos, pero nuestra irrupción en la escena evolutiva ha transformado el planeta entero, y la evolución misma, en lo que constituye una revolución biosférica cuya magnitud sólo puede compararse con la irrupción de los primeros organismos fotosintetizadores emisores de oxígeno, los cuales cambiaron para siempre la historia evolutiva de la vida en la Tierra.

La dialéctica eficiencia-versatilidad

Una idea asociada a la del incremento evolutivo de la complejidad organísmica es la de que la evolución ha comportado una independización progresiva del medio: a medida que se asciende por la pendiente de la complejidad, los organismos se dotan de mecanismos cada vez más potentes y eficaces a la hora de sortear las fluctuaciones ambientales. Por ejemplo, los vertebrados han pasado de poner sus huevos en el agua y abandonarlos a su suerte a inventar el huevo amniótico de los reptiles y las aves y, más tarde, la gestación interna y la lactancia de los mamíferos. Esta idea no es ajena en absoluto a los padres de la síntesis, como Stebbins o el propio Dobzhansky. La intuición de que la evolución ha favorecido las formas mejor equipadas para responder a la variabilidad del entorno siempre ha estado presente en la mente de los biólogos, como se desprende de estas palabras del bioquímico François Jacob: «Lo más característico de la evolución quizá sea la tendencia a la flexibilidad en la ejecución del programa genético, su "apertura", en un sentido que permite al organismo incrementar constantemente sus relaciones con el medio y ampliar así su radio de acción»[6]. En un organismo tan simple como una bacteria, la ejecución del programa es rígida (aunque no del todo, porque incluso las bacterias exhiben cierta adaptabilidad fenotípica). El organismo procariota sólo puede adquirir y procesar una información muy limitada, y reaccionar de manera muy concreta. Todo lo que llega a «percibir» una bacteria es la presencia o ausencia de ciertos sustratos en el medio de cultivo, y sus respuestas se reducen a la producción o no de las proteínas necesarias para metabolizarlos.

Son respuestas inflexibles de tipo «sí» o «no». Pero esto siempre ha sido más que suficiente para las bacterias, que continúan siendo una forma de vida altamente exitosa. El problema con la idea de la independización del entorno es que resulta difícil justificar esta selección direccional en los términos lineales y reversibles del mecanismo darwiniano clásico de la selección natural.

Necesitamos una «bomba de complejidad» externa que empuje la evolución de los organismos en la dirección de una independencia creciente de la incertidumbre del entorno. La selección natural ordinaria (al menos en la teoría darwiniana) promueve la adaptación lineal y paulatina a un cambio lineal y paulatino del entorno, y premia las soluciones más eficientes a un problema dado. Se trata, esencialmente, de un proceso de optimización. Pero la selección natural no siempre funciona así. A menudo los cambios del entorno superan la capacidad de adaptación darwiniana (por mutación o recombinación sexual y selección) de las poblaciones. Esto ocurrirá siempre que la escala del cambio medioambiental sea menor que la del tiempo de generación de la especie. En este régimen de selección «no lineal», los organismos deben desarrollar la capacidad de adaptar su fenotipo a las circunstancias sin cambiar su genética. La versatilidad se impone a la eficiencia, porque la selección penaliza la especialización excesiva, y la adaptabilidad individual pasa a ser más importante que la adaptabilidad poblacional.

No obstante, es cierto que, en casi todo tiempo y lugar, la selección promueve más la eficiencia que la versatilidad. A menudo, esto conduce a las especies por vías evolutivas de difícil o imposible retorno. Pensemos, por ejemplo, en el incremento evolutivo del tamaño corporal. La selección suele promover el aumento de tamaño porque los organismos grandes son más eficientes energéticamente. A igualdad de forma, cuanto mayor es un organismo menor es su relación superficie/volumen, lo que implica menor disipación de su energía interna. De ahí que un gramo de elefante resulte más barato de mantener que un gramo de ratón. Los elefantes necesitan menos energía por gramo de masa corporal, pero, como contrapartida, necesitan más cantidad de alimento por individuo (obviamente, un elefante come mucho más que un ratón, aunque tres toneladas de ratones coman más que un elefante de tres toneladas). El tamaño también puede menoscabar la adaptabilidad. Por ejemplo, algunos animales pequeños (insectos, ranas y otros) que viven en regiones frías son capaces de pasar el invierno congelados a la espera de tiempos mejores. Esto no es factible por encima de cierto tamaño, por la dificultad de conseguir que todas las partes del animal se descongelen

más o menos al mismo tiempo, entre otros problemas. Los animales grandes deben recurrir a otras estrategias, como emigrar o acumular reservas para los meses de escasez. Además, el aumento de tamaño obliga a repartir la biomasa sostenible de una especie entre menos individuos, lo que hace que las especies grandes sean más susceptibles de atravesar el umbral sin retorno de la extinción (el descenso de la población por debajo de un número crítico de efectivos).

Otra vía evolutiva sin retorno es la disminución de la tasa de natalidad, combinada con la prolongación del ciclo vital. Muchas especies optan por la estrategia de tener pocos hijos y dedicarles energía y recursos para asegurar que lleguen a adultos, en vez de tener muchos hijos y abandonarlos a su suerte. La primera estrategia es más propia de especies que forman parte de ecosistemas maduros, donde la disponibilidad de recursos es limitada pero estable, mientras que la segunda es más propia de especies de vida corta que aprovechan superabundancias transitorias de recursos. Tener diez hijos en diez años, a razón de uno por año, asegurándose de que los diez sobreviven para reproducirse a su vez, puede ser una estrategia más eficiente que tener diez hijos en un año y perderlos todos. El problema es que la primera opción obliga a prolongar el ciclo vital, lo que incrementa la inercia evolutiva, con el consiguiente menoscabo de la adaptabilidad darwiniana. Las especies que viven en entornos lo bastante cambiantes deben compensar esta pérdida de adaptabilidad poblacional incrementando su adaptabilidad individual, lo que implica mayor plasticidad fenotípica. Aquí los mejor adaptados son los más adaptables.

Un elefante no puede convertirse en ratón en una generación, por lo que, si un cambio medioambiental drástico hace que la selección natural deje de favorecer a las especies de gran tamaño, vida larga y baja natalidad, y pase a favorecer los tamaños pequeños, las tasas de natalidad elevadas y los tiempos de generación cortos, la especie se extinguirá a menos que sus miembros encuentren soluciones no darwinianas (como un cambio de conducta aprendido) a los problemas que plantea la nueva situación. No todas las especies tienen la suficiente capacidad de anticipación para conseguir evitar la extinción en una situación de crisis imprevista y, de hecho, la mayoría de las especies de tamaño grande y vida larga no lo consiguen. Así pues, para asegurar su futuro evolutivo, las especies que se adentren por vías evolutivas irreversibles, en particular el incremento del tiempo de generación y la disminución de la tasa de natalidad, deberán apostar por incrementar cada vez más su capacidad de anticipación basada en la adaptabilidad individual. Si, en vez de eso,

optan por instalarse en la comodidad de la especialización, tienen todos los números para extinguirse en la próxima crisis biosférica.

Reinicios evolutivos recurrentes

Por las razones expuestas, las especies deben buscar un compromiso entre la adaptación y la adaptabilidad, entre la eficiencia y la versatilidad. Pero a menudo la competencia por el éxito reproductivo empuja a las especies a incrementar su eficacia biológica en detrimento de su adaptabilidad. Y cuando tiene lugar una fluctuación inusualmente drástica del entorno, sobreviene la catástrofe. Hoy sabemos que la evolución de la vida en la Tierra ha sido un proceso tortuoso, interrumpido de manera recurrente por caídas de la diversidad biológica causadas por perturbaciones diversas, desde impactos de meteoritos hasta enfriamientos o calentamientos globales, o cambios en el régimen de circulación de los océanos. Pero estas catástrofes sucesivas no provocaron la extinción total de toda la flora y la fauna, sino que una parte de la biosfera fue capaz de sobrevivir a cada episodio catastrófico. Como hemos visto en el capítulo anterior, las grandes extinciones se ceban sobre todo en las especies con una adaptabilidad disminuida (por haberse especializado demasiado, haber aumentado demasiado de tamaño, haber prolongado demasiado su tiempo de generación o haber reducido demasiado su tasa de natalidad), mientras que las especies que sobreviven a estas grandes crisis biosféricas suelen ser también las más inmunes a los cambios impredecibles. Por lo tanto, cada episodio de extinción masiva viene a ser un «reinicio» del proceso evolutivo, pero es un reinicio que no parte de cero, sino que las semillas de la nueva biodiversidad ya están un peldaño más arriba en la escalera de la complejidad, y con cada nuevo episodio de extinción masiva la evolución posterior parte de un peldaño más alto. (Por ejemplo, los mamíferos eran un grupo con mayor índice cefálico que los reptiles ya desde mucho antes de la extinción de los dinosaurios, una característica que han conservado a lo largo de su evolución posterior, de manera que los mamíferos grandes tienen cerebros bastante mayores que los dinosaurios del mismo tamaño, con la consiguiente diferencia en plasticidad comportamental).

Las perturbaciones biosféricas recurrentes de gran magnitud pueden proporcionar la «bomba de complejidad» que estábamos buscando. En tiempos normales, la selección darwiniana clásica empuja a las especies a incrementar su eficiencia en detrimento de su adaptabilidad, salvo en entornos marginales inconstantes e

impredecibles, hasta que sobreviene un cambio global de magnitud y brusquedad (a escala evolutiva) inesperadas que acaba con los que se habían acomodado a la estabilidad o a las fluctuaciones predecibles y vuelve a reiniciar el proceso evolutivo. (Por supuesto, la inconstancia e impredecibilidad del entorno siempre debe considerarse en relación con el tiempo de generación de cada especie. Un cambio medioambiental que se prolongue durante un año puede ser aceptablemente lento para una bacteria que se reproduce en cuestión de horas, pero intolerablemente rápido para una especie cuyo tiempo de generación se mida en décadas). Podemos concluir, pues, que la existencia del progreso evolutivo es compatible con la concepción de la biosfera como un sistema abierto sometido a perturbaciones permanentes. Las perturbaciones catastróficas más o menos recurrentes provocarían la selección reiterada de las innovaciones evolutivas que facilitan la supervivencia en los periodos de crisis impredecibles[7]. En este modelo «neocatastrofista» de la macroevolución (o, mejor, de la megaevolución), la extinción dominaría sobre la adaptación al menos en ciertos periodos críticos, en lo que puede verse como un mecanismo de «selección de especies», el resultado del cual sería la evolución de formas de vida cada vez más independientes de la incertidumbre del entorno.

Un «bombeo» de complejidad a todas las escalas

Una de las pocas regularidades formulables en lo que respecta a las perturbaciones ecosistémicas es que las de mayor magnitud son también las menos frecuentes. El espectro de perturbaciones abarca un amplio rango de intensidades. En el extremo superior tenemos las colisiones con objetos extraterrestres (meteoritos, asteroides o cometas), que sólo se han dado unas cuantas veces en la historia de la Tierra. De menor impacto, pero más generalizadas, son las perturbaciones causadas por cambios del nivel del mar, glaciaciones o vulcanismo masivo. Luego vienen las perturbaciones ligadas a los ciclos de manchas solares y las fluctuaciones recurrentes en la circulación atmosférica y oceánica, y finalmente tenemos los cambios asociados a las estaciones anuales y las oscilaciones ligadas al ciclo día-noche. Otras perturbaciones más locales, como los terremotos y las erupciones volcánicas, tienen que ver con los movimientos tectónicos.

La relación inversa entre la frecuencia de las perturbaciones y su intensidad es una ley omnipresente: en los terremotos, en las dinámicas oceánica y atmosférica, en los cursos fluviales, en la actividad volcánica, etcétera. Esto no es tan misterioso, porque un

espectro de perturbaciones de esta clase es lo que cabe esperar de cualquier dinámica caótica, y la naturaleza tiende a regirse por ellas. El problema que plantean las dinámicas caóticas a los organismos es que no se ajustan a una pauta predecible. Así pues, la «bomba de complejidad» descrita en el apartado anterior en realidad funciona a todas las escalas, y no sólo a escala geológica, porque el espectro de perturbaciones es fractal. A cada escala espaciotemporal hay perturbaciones leves, frecuentes y asimilables, y perturbaciones infrecuentes y no asimilables por los organismos. Ello conduce a incrementos evolutivos de complejidad a todas las escalas (compárese, por ejemplo, la complejidad de una bacteria con la de un ciliado).

Algunas perturbaciones (como, por ejemplo, los incendios forestales o las sequías) son muy destructivas y reinician localmente la sucesión ecológica (el proceso de desarrollo de un ecosistema desde la colonización inicial hasta la consolidación de lo que se conoce como comunidad clímax). Las distintas especies que forman parte de un ecosistema no tienen la misma capacidad para sobrevivir a esos desastres. En lo que respecta a capacidad de colonización y a resistencia, las especies varían sobremanera. La sucesión ecológica parece haber estimulado y dirigido la evolución de las especies[8]. La capacidad de adaptarse a las fluctuaciones ambientales, y no sólo al cambio lento y gradual a una escala mucho mayor que el tiempo de generación de las especies, es otro componente importante del proceso evolutivo.

Los organismos tienden a internalizar los cambios diarios y estacionales, pero esto sólo es posible cuando se domina el marco espaciotemporal, lo cual es otra ventaja asociada a la vida larga y el tamaño grande (que permite explorar territorios más amplios y almacenar más reservas). El resultado de los impactos y tensiones del entorno es distinto según las propiedades de las comunidades desarrolladas o configuradas en el curso del tiempo. La lluvia y el viento afectan de distinta manera a los habitantes de una pradera y de un bosque. Un enunciado de validez general es que si los pulsos de energía que entran en un sistema son mayores que la energía que liga al componente más débilmente conectado, entonces el sistema experimentará una pérdida neta de organización; y recíprocamente, si los pulsos son menores que el enlace más débil, habrá una ganancia neta de orden en el sistema[9]. En el curso de un proceso típico de asimilación y acumulación de información, las perturbaciones antes peligrosas pasan a ser útiles. Las comunidades de organismos consiguen superar las restricciones y fluctuaciones del entorno, aunque siempre sigue abierta la posibilidad de perturbaciones

imprevistas y no asimilables por el sistema. Pero, a medida que las comunidades coevolucionan y los organismos antes independientes se integran en individualidades de orden superior más independientes del entorno que sus componentes por separado, este umbral de perturbación no asimilable por el sistema se va alejando, con lo que las consecuencias adversas de entradas de energía inusuales se hacen cada vez menos frecuentes. Ello contribuye a la integración gradual de unidades ecológico-evolutivas cada vez más cerradas en sí mismas, inmovilistas y ajenas a las influencias externas. Hasta que sobreviene una catástrofe que supera la capacidad de anticipación ecosistémica, y el edificio se derrumba.

Del ensayo y error al lenguaje

Como hemos visto, cuanto más se adentran los organismos por la vía evolutiva del incremento del tiempo de generación, más necesaria se hace la adquisición de mecanismos que incrementen la adaptabilidad individual a base de plasticidad fenotípica (lo que incluye el comportamiento). Un mecanismo ampliamente extendido en el reino animal para incrementar la plasticidad comportamental es el aprendizaje. La forma más simple de aprendizaje es el ensayo y error. Son legión las especies capaces de aprender por ensayo y error, como evidencian numerosos experimentos de laboratorio con una amplia variedad de especies. El animal no necesita «comprender» el problema, sólo tiene que ser capaz de correlacionar una acción suya (como pulsar por casualidad una palanca) con la solución buscada (como obtener comida)[10].

Uno de los primeros estudiosos experimentales del aprendizaje animal, Edward L. Thorndike, estudió la conducta de gatos encerrados para abrir la portezuela que los separaba de la comida. Al principio se observaban comportamientos aleatorios, hasta que por casualidad el gato tiraba de la cuerda y abría la puerta. En las siguientes ocasiones, el número de conductas aleatorias disminuía, hasta que finalmente se producía el comportamiento apropiado a la primera. Este aprendizaje por ensayo y error depende totalmente para su eficacia de la producción de gran número de conductas distintas no dirigidas por el entorno. Los refuerzos externos que determinan el aprendizaje (la comida para los gatos de Thorndike) no implican instrucción por el entorno, sino selección de variantes aleatorias con resultados buenos. Las variantes seleccionadas se recuerdan y transmiten de un momento a otro en el tiempo. Es lo que se conoce como «heurística de generación-prueba-regeneración»[11]. En realidad, se trata de un

proceso algorítmico análogo a la propia selección natural darwiniana. La conducta exploratoria de las hormigas también se ajusta a este modelo. Las obreras salen del hormiguero en distintas direcciones para buscar presas o alimento, dejando un rastro oloroso de feromonas mediante el que se guían para el regreso. Si encuentran una fuente de alimento, depositan más feromona al volver por el mismo camino, lo que atraerá a otras hormigas. Este refuerzo de ciertas rutas también puede verse como un proceso de selección[12].

Este aprendizaje basado en un procedimiento algorítmico de variación al azar y selección es tan sencillo que ni siquiera requiere un cerebro. El sistema inmunitario, por ejemplo, también funciona por ensayo y error. Durante el desarrollo embrionario, en las células precursoras de los linfocitos se produce una vasta gama de anticuerpos a base de duplicar y combinar segmentos de ADN concretos. (Este proceso, conocido como «hipermutación», sólo se da en las células precursoras de los linfocitos, y viene a ser como crear un gran diccionario con palabras formadas a base de encadenar letras de un abecedario limitado). Las secuencias así formadas codifican los extremos ligantes de las moléculas de anticuerpo. Más adelante, a la hora de rechazar un agente patógeno, los linfocitos ensayan distintos anticuerpos de entre la extensa gama de variantes preformadas disponibles, hasta encontrar la plantilla que mejor encaja con el antígeno extraño, momento en que se dispara la multiplicación de las células productoras de ese anticuerpo concreto. La respuesta inmune no posee ninguna información por adelantado del enemigo, ni la adquiere de él, pero en muchos aspectos se comporta como si «aprendiese» de la experiencia. Esto representa una gran ventaja para los organismos de vida larga, cuyos parásitos y patógenos suelen tener tiempos de generación mucho más cortos, y en consecuencia evolucionan (genéticamente) más deprisa.

Una forma de aprendizaje más evolucionada es la imitación. Aunque es igual de irracional que el ensayo y error, la imitación permite ahorrar tiempo y riesgos a la hora de adquirir una conducta adaptativa por vía no genética, ya que el imitador copia soluciones encontradas por otros, ahorrándose así todo el proceso de ensayo y error previo. Pero la forma más sofisticada de aprendizaje es la resolución inteligente de problemas, que no se apoya tanto en la experiencia propia o ajena como en una comprensión más o menos profunda del problema. La inteligencia permite resolver problemas a los que no nos hemos enfrentado antes, de una manera mucho más eficiente que el ensayo y error (al menos cuando el problema no es demasiado difícil). Esta facultad es especialmente útil en un entorno

que plantea retos impredecibles, y también a la hora de entender y manejar pautas de conducta complejas en un contexto social (seguramente no es casualidad que la inteligencia esté especialmente desarrollada entre los cazadores cooperativos, como los cánidos o los homínidos). Las relaciones sociales complejas promueven el desarrollo del aparato cognitivo, porque la inteligencia propia y la ajena se realimentan mutuamente.

Aunque puede haber inteligencia sin lenguaje, y lenguaje sin inteligencia (como en el caso del código genético), la unión de ambas cosas en nuestra especie ha permitido un desarrollo sin precedentes de la plasticidad fenotípica y el aprendizaje. En su libro *El mono que llevamos dentro*, el primatólogo Frans de Waal relata que en cierta ocasión su ayudante le informó de una pelea en la que un chimpancé llamado *Socko* había sufrido un corte en la espalda: «Al día siguiente me dirigí hasta él y le pedí que se diera la vuelta, cosa que hizo de buen grado (me conocía desde su juventud) para mostrarme el corte de su espalda. Piénsese en esto desde la perspectiva antropoide. Son animales inteligentes que siempre intentan entender qué ocurre. *Socko* se habrá preguntado cómo supe lo de su herida»[13]. Sin pretenderlo, De Waal proporciona una refutación de su propia tesis de que entre antropoides y humanos no hay diferencia cualitativa. Un chimpancé no tiene manera de compartir experiencias que no sean propias o de las que no haya sido testigo. En cambio. De Waal no tuvo problemas para saber de un incidente que él no había presenciado personalmente. Al permitir, por ejemplo, que los más veteranos de la comunidad puedan compartir con los jóvenes soluciones encontradas por ellos a situaciones críticas infrecuentes que sólo se dan una vez por generación, el lenguaje proporciona una nueva ganancia de independencia de la incertidumbre del entorno. Y más aún el lenguaje escrito. Hasta cierto punto, el lenguaje oral es al lenguaje escrito lo que el ARN al ADN. El lenguaje escrito nos permite aprender no sólo de nuestros abuelos, sino de maestros que vivieron hace milenios.

Los lenguajes modulares basados en combinaciones arbitrariamente largas de un alfabeto de símbolos reducido proporcionan una capacidad de codificación y procesamiento de información ilimitada, lo que los convierte en los mejores aliados de la inteligencia. Desde esta perspectiva, la invención evolutiva del lenguaje humano es un avance sólo comparable con la invención del código genético de cuatro letras y, posteriormente, las bibliotecas de ADN que permitieron a las protocélulas perpetuar su identidad con una fidelidad casi perfecta (pero con cierto margen de error, de lo contrario la evolución no hubiera sido posible).

¿Es improbable la vida inteligente?

La gran aspiración de Gould era convertir el estudio de la evolución en una disciplina puramente histórica y descriptiva: sólo historia natural, sin principios ni leyes generales que proporcionen alguna comprensión del proceso evolutivo, porque no hay nada que entender, aparte de la pura contingencia histórica. Gould insistió en que el malentendido más frecuente acerca de la evolución, al menos en la cultura popular, es la idea de que nuestra aparición en la escena evolutiva es algo intrínsecamente inevitable y predecible en el marco de la teoría[14]. Una de sus metáforas favoritas era que si volviéramos a proyectar la película de la vida, las posibilidades de que volviera a evolucionar una forma de vida autoconsciente como nosotros serían ínfimas[15]. Ahora bien, si con «nosotros» se refería a algo tan particular como nuestras personas, entonces no necesitamos la hipótesis de la extinción en masa aleatoria para convencernos de lo afortunados que somos de existir. Como apunta Daniel Dennett, si el padre y la madre de Gould no se hubieran conocido, él nunca habría nacido, pero su cátedra de Harvard no habría quedado vacante. Sería mucha casualidad que su ocupante también se llamara Gould, pero seguro que sería un paleontólogo eminente que daría conferencias y publicaría artículos, y pasaría muchas horas estudiando la fauna fósil (no la flora, porque el despacho que ocupaba Gould está en el Museo de Zoología Comparada)[16]. En cambio, si lo que Gould quería decir con «nosotros» es algo muy general, algo así como un «vertebrado terrestre que aprende de la experiencia», yo apostaría a que se equivoca. Es de suponer que Gould se refería a algo intermedio, algo así como «seres inteligentes, con lenguaje, tecnología y cultura». Gould afirmaba que la evolución de algo así es irrepetible, pero justificaba esta creencia apelando a las contingencias afortunadas e improbables que han posibilitado la evolución del género humano.

A Gould le encantaban los símiles deportivos, en particular el béisbol, pero yo recurriré a un símil futbolístico. Si apostamos a que el Barcelona ganará la liga, tenemos muchas posibilidades de acertar (por lo menos mientras Messi siga en activo). En cambio, si apostamos a que ganará la liga gracias a un resultado concreto, como un gol de penalti en el último partido, lo más probable es que nos equivoquemos, y más improbable aún es que acertemos todos los resultados del Barcelona a lo largo de la temporada. Pero el hecho de que cualquier secuencia concreta de resultados que lleve al triunfo del Barcelona en la liga sea muy poco probable no impide que la probabilidad de que el Barcelona gane la liga sea muy elevada. Gould confunde (quiero creer que no deliberadamente) la probabilidad de

que a *uno* le toque la lotería con la probabilidad de que a *alguien* le toque la lotería. Lo primero siempre es muy poco probable (si no, la lotería no sería negocio), mientras que lo segundo puede ser un suceso altamente probable o incluso seguro, dependiendo de las características del sorteo (como el número de posibilidades y el número de jugadores). Así pues, el que la evolución del *Homo sapiens* sea un acontecimiento irrepetible no excluye la posibilidad de que la evolución de *alguna* forma de vida inteligente sea altamente probable.

Estoy bastante seguro de que, si la película de la historia de la vida en la Tierra volviera a proyectarse desde el principio, evolucionarían formas de vida con ojos (no en vano han evolucionado en muchas clases de animales por separado). Y también de que surgirían formas de vida terrestres con esqueleto interno. Hasta me atrevería a apostar a que surgirían formas de vida capaces de volar (el vuelo ha evolucionado cuatro veces de manera independiente, en insectos, reptiles, aves y mamíferos). Claro que todo esto seguramente requeriría una atmósfera oxigenada, pero dudo de que la vida dejara de aprovechar la luz como fuente de energía y el agua como fuente de electrones, por lo que considero altamente probable que tarde o temprano surgieran organismos fotosintéticos productores de oxígeno libre.

La cuestión de si volvería a evolucionar una forma de vida inteligente con un lenguaje modular como nosotros es más debatible. Pero si algo invita a pensar que tal cosa no es en absoluto improbable, es la profusión de convergencias evolutivas sorprendentes que observamos en el mundo vivo. Uno de los críticos más significados de la tesis contingentista de Gould es el paleontólogo británico Simon Conway Morris (quien, dicho sea de paso, fue uno de los autores del estudio de la fauna precámbrica del yacimiento de Burgess Shale, esgrimido por Gould como evidencia de la primacía de la contingencia en la macroevolución)[17]. En un voluminoso libro, Conway Morris ha reunido una extensa y demoledora evidencia acerca del fenómeno de la convergencia adaptativa[18]. Todos conocemos las comparaciones entre las aletas y las formas hidrodinámicas de un pingüino, un delfín, un atún o un ictiosaurio (animales pertenecientes a cuatro clases distintas de vertebrados) o las curiosas similitudes entre mamíferos placentarios y marsupiales adaptados a la misma forma de vida, pero evolucionados por separado (como, por ejemplo, el lobo placentario y el lobo marsupial). Pero Conway Morris va mucho más allá y presenta casos de convergencia adaptativa que van desde moléculas, órganos sensoriales y comportamientos hasta la composición de comunidades de especies. Es evidente que ha habido muchos experimentos de

evolución paralela que han dado lugar a convergencias asombrosas.

Estos ejemplos resaltan la fascinante capacidad de la selección natural para encontrar soluciones adaptativas similares a retos similares. Rebobinemos y volvamos a proyectar la película las veces que queramos, y la selección natural encontrará vías comunes de adaptación al medio. La ubicuidad de la selección conlleva la ubicuidad de la convergencia. La radiación adaptativa en ambientes similares puede contrarrestar las contingencias históricas para dar resultados evolutivos sorprendentemente similares[19]. La conclusión es que los organismos que pudieran surgir tras repetir la película de la vida quizá no nos resultaran tan poco familiares después de todo.

Una evidencia más sutil de la ubicuidad de la convergencia la encontramos en los genes. ¿Por qué cambian los genes en los que se basa la determinación de las distancias genéticas entre especies? ¿Son neutros estos cambios, e indiferentes a las presiones del entorno? Ahora sabemos que rasgos adaptativos como la visión en colores, la supervivencia en entornos extremos o la resistencia a los parásitos vienen determinados por genes concretos cuya evolución se conoce por el propio registro del ADN. Puesto que los ecólogos adaptacionistas han esclarecido la función de muchos rasgos, y dado que la modificación o deterioro de los genes implicados puede vincularse a cambios ambientales que afectan a dichas funciones, la acción de la selección natural queda registrada para quien quiera verla. Por complicado que parezca, se puede demostrar la acción de la selección natural por el rastro molecular que deja[20].

Hay ejemplos espectaculares de cómo la convergencia adaptativa se corresponde con la convergencia de cambios genéticos en organismos muy separados filogenéticamente. Así, los monos aulladores sudamericanos son los únicos primates del nuevo mundo que poseen visión tricromática, algo que poseen todos los primates del viejo mundo. Ambos grupos de primates se separaron mucho antes de que hubiera monos aulladores, y los árboles filogenéticos indican que la visión tricromática ha tenido que evolucionar independientemente en estos primates sudamericanos, veinticinco millones de años después de que la adquirieran los ancestros de los primates africanos y asiáticos. En ambos casos, la adquisición de la visión tricromática está ligada a la especialización en comer hojas tiernas, las cuales presentan tonos rojizos en contraste con los tonos verdes característicos de las hojas maduras y menos digeribles. También en ambos casos, la mayor dependencia de la visión cromática ha ido acompañada de una menor dependencia del olfato para localizar el alimento, lo que se detecta en los genes fósiles (no funcionales) de receptores olfativos en ambos

grupos de primates.

En otras palabras, la dieta folívora ha surgido por, y ha determinado, las mismas presiones selectivas en especies evolucionadas en continentes y tiempos distintos. La visión tricromática viene posibilitada por la duplicación del gen que codifica una opsina[21]. La duplicación de dicho gen permitió la evolución de dos opsinas diferenciadas, receptivas a las longitudes de onda que percibimos como verde y rojo (el azul y el violeta son competencia de otra opsina). Pues bien, se sabe por los genes de las opsinas de monos aulladores y de primates del viejo mundo que la duplicación afectó a distintos segmentos que rodean el gen; es decir, se trata de dos eventos evolutivos separados, pero con un mismo resultado: la visión tricromática. Es más, la convergencia no sólo afecta a la duplicación de los mismos genes. Las opsinas del verde y el rojo (longitudes de onda medias y largas) están ajustadas a los mismos rangos de longitud de onda, y contienen los mismos aminoácidos en las tres posiciones clave necesarias para la recepción adecuada de las diferentes longitudes de onda.

Otro ejemplo de convergencia visual es la adquisición, en cuatro órdenes distintos de aves, de opsinas sensibles a longitudes de onda muy cortas, en la banda ultravioleta. En todos los casos el cambio en la opsina viene dado por la misma mutación del gen codificador. ¿Cuál es la probabilidad de que la misma mutación aparezca en varias especies? Considerando las frecuencias de mutación estimadas en animales (una por cada 500 millones de bases), los tamaños poblacionales comunes de algunas especies actuales (millones de individuos) y sus tasas de natalidad, se obtiene que una mutación concreta podría darse cada 750 años. Al cabo de un millón de años, esa mutación podría ocurrir 1200 veces[22]. Si varias mutaciones pueden dar lugar al mismo resultado, la probabilidad de convergencia aumenta mucho. Es fácil ver que la mutación a opsinas sensibles a la luz ultravioleta ha tenido que producirse repetidamente en la mayoría de especies de aves, y un número incontable de veces en sus ancestros. Muchas de estas mutaciones pueden haberse perdido por azar en las primeras generaciones, pero si hay selección acabarán perpetuándose. Aunque la selección natural sólo aproveche las oportunidades brindadas por las ocasionales mutaciones aleatorias, la frecuencia de éstas garantiza el cambio evolutivo observable en el ADN. Hay que puntualizar que los genes no sólo afectan a rasgos fenotípicos simples, sino que muchos de ellos están implicados en procesos mucho más complejos que confieren plasticidad fenotípica, como ya hemos visto. Muchas veces la variación genética está ya presente, y lo que hace la

selección es favorecer o limitar su expresión. En tales casos, el efecto de la selección natural puede ser mucho más rápido [23].

Otro ejemplo diferente lo tenemos en los genes que codifican una enzima pancreática especializada en la digestión de hojas, una adaptación adquirida por los ungulados rumiantes mucho antes que por los primates folívoros africanos como los colobos. En ambos casos se duplicó el gen que codifica una enzima similar (una ribonucleasa) y su posterior ajuste funcional. Los dos tipos de folívoros no pueden haber heredado los genes duplicados de un ancestro común, dada la estructura del árbol filogenético de los mamíferos. En Asia, otro grupo de monos muy diferente de los colobos, los langures, también se ha vuelto rumiante. Una vez más, hubo una duplicación de los genes de la ribonucleasa, pero de otro modo y en otro momento. En los langures asiáticos se han producido dos enzimas distintas por duplicación, y en los colobos africanos tres. Pero los cambios en los genes duplicados para adecuarlos a su nueva función son exactamente los mismos. La probabilidad de que esto sea pura casualidad es ínfima. Los cambios paralelos en la dotación enzimática de estos monos en el proceso de su adaptación a una dieta semejante son la firma de la selección natural.

En ocasiones, ciertos genes experimentan las mismas mutaciones en especies aún más alejadas filogenéticamente. Por ejemplo, el color oscuro de ciertos ratones de Arizona que viven en coladas de lava se debe en parte a la misma mutación que ha dado lugar a la forma melánica del págalo ártico (que es un ave, y por lo tanto un animal muy alejado de los ratones de Arizona). Aunque las mutaciones convergentes en las opsinas retinianas son idénticas, éste no siempre es el caso, porque la función de las proteínas codificadas permite múltiples cambios compatibles con la misma. Es decir, que puede haber soluciones múltiples para algunos problemas evolutivos y soluciones únicas para otros [24].

También hay numerosos ejemplos de diferentes medios genéticos para alcanzar un mismo fin. Uno es la adquisición de proteínas anticongelantes en peces árticos y antárticos. En estos últimos, la proteína que impide la formación de cristales de hielo en los tejidos está codificada por un gen derivado de la duplicación del gen de una enzima digestiva. En los peces árticos, en cambio, la proteína anticongelante no muestra ningún parentesco con la enzima digestiva. Además, las secuencias de aminoácidos en las partes de las proteínas que sirven para separarlas en péptidos pequeños (que son los que ejercen la función anticongelante) no son las mismas, ni tampoco la enzima que corta la proteína en péptidos. El distinto origen evolutivo

de las proteínas anticongelantes en ambos grupos de peces es lo que deberíamos esperar por sus posiciones separadas en el árbol filogenético y por los distintos periodos geológicos en los que se helaron los océanos antártico y ártico (separados por unos diez millones de años). Hay más de una manera de generar péptidos anticongelantes. Otro ejemplo es el de los venenos neurotóxicos que impiden la comunicación entre neuronas. Las anémonas, los escorpiones, ciertos caracoles marinos y ciertas serpientes han adquirido distintos venenos neurotóxicos letales que cumplen la misma función: paralizar presas o enemigos [25].

La historia tiene una componente estocástica en sus detalles, pero existe un proceso determinista, la selección natural, que produce la necesidad de los cambios en el transcurso de vastos periodos de tiempo. La convergencia evolutiva es producto de la alta probabilidad de mutaciones equivalentes y de la similitud de las presiones selectivas. En resumidas cuentas, del azar y la necesidad.

Inteligencias no humanas

Los cerebros grandes son una prerrogativa de aves y mamíferos. Algunos mamíferos, como ciertos insectívoros, tienen cerebros comparativamente pequeños, y otros superan con creces el coeficiente de encefalización típico del grupo. Los elefantes, por ejemplo, son grandes, por lo que deberían tener un tamaño cerebral relativo algo más pequeño que la media mamífero, pero sus cerebros son mayores de lo que sería esperable en un mamífero de su tamaño. Dejando de lado los primates, otros mamíferos, como los cánidos o los delfines, e incluso aves como los loros o los córvidos, exhiben una notable inteligencia.

La inteligencia suele correlacionarse con la sofisticación de la estructura social. La complejidad y organización de las relaciones sociales de los delfines es comparable a la de los chimpancés. Estas asociaciones, conocidas como sociedades de fisión-fusión, son bastante fluidas, con alianzas y coaliciones de duración variable. Las sociedades de esta clase son muy complejas porque su dinámica social implica la entrada y salida de diferentes individuos en momentos diferentes [62]. Esta convergencia de comportamiento social entre delfines y chimpancés, a pesar de sus contextos ecológicos radicalmente diferentes, no es en absoluto accidental, y seguramente obedece en ambos casos a la incertidumbre en la disponibilidad de recursos y en las eventuales amenazas. De hecho, en algunos aspectos la sociedad de los delfines es más «avanzada» que la de los chimpancés, ya que los

grupos de delfines forman «superalianzas», lo que sugiere que su inteligencia les permite desenvolverse en redes sociales extendidas que comprenden más de un centenar de individuos.

En el elaborado y dinámico contexto social de muchos cetáceos no es sorprendente que las vocalizaciones sean complejas y variadas. En el caso de los delfines, sus sociedades de fisión-fusión probablemente dependen en gran medida de la producción de sonidos reconocibles. Dada su capacidad imitadora y su contacto frecuente con personas, resulta un tanto chocante que los delfines no hayan conseguido imitar el habla humana. En este aspecto, las belugas parecen estar mucho más dotadas (no en vano se las conoce también como «loros marinos»). Pero una similitud interesante entre los delfines y nosotros es la manera en que aprenden a «hablar». Las crías de delfín pasan por una fase de balbuceo, superproducción de sonidos y, finalmente, acomodación a un repertorio estándar[27]. Ahora se sabe que las vocalizaciones de los delfines son bastante más complejas de lo que se pensaba. Es tentador pensar que tales vocalizaciones, y sus paralelismos en primates y aves, podrían proporcionar una analogía del camino que condujo al habla humana[28]. Se ha descubierto una sorprendente complejidad y plasticidad en los sistemas de comunicación de muchas especies. Diversas especies emplean o pueden aprender a emplear la comunicación simbólica o referencial en sus interacciones con sus congéneres o con otras especies. Esto sugiere una convergencia en las aptitudes cognitivas y comunicativas de linajes evolutivamente separados. De hecho, se sabe que los delfines pueden aprender a entender frases e instrucciones. Su capacidad de comprensión no se limita a asociar símbolos sonoros o de otra clase con objetos concretos como una pelota o un aro, sino que alcanza la sintaxis (el orden de las palabras) y la semántica (su significado). Y lo que es más interesante, esta capacidad de entender instrucciones les permite aprender más deprisa a ejecutar tareas nuevas sin necesidad de pasar por un largo proceso de adiestramiento. Más aún, ahora se sabe que los delfines pueden entender gestos humanos referidos a distintas partes de su cuerpo, lo que demuestra que un símbolo gestual puede adquirir significado para un delfín. Es difícil resistirse a la conclusión de que los delfines son capaces de pensamiento abstracto a través de representaciones mentales que entrañan referentes simbólicos[29].

El hecho de que unas pocas especies (los delfines, los bonobos y, quizá, los loros grises africanos) sean capaces de aprender y entender «lenguajes» artificiales sugiere que linajes muy diferentes han convergido hacia un nivel de complejidad cognitiva que les permite

manejar un sistema de comunicación simple pero simbólico y reglado. Esto no quiere decir que los delfines vayan a adquirir un lenguaje gramatical, pero su competencia sintáctica parece estar firmemente establecida. El lenguaje humano es único en este planeta, pero hay otras muchas especies que parecen haber llegado cerca de ese umbral. Lo que llamamos lenguaje es un resultado esperable del proceso evolutivo. La explicación de su emergencia evolutiva es contextual, en términos de redes sociales complejas donde la comunicación y la memoria son adaptaciones a un mundo en constante cambio. En lo que respecta al género humano, nuestro linaje pudo adquirir una gramática universal como resultado de una selección optimizadora de la exploración de un «espacio lingüístico» sobre la base de sistemas reglados[30].

Otra sobrecogedora convergencia entre personas y delfines es la capacidad de reconocer la propia imagen reflejada en un espejo. Este hecho es especialmente significativo, porque desmiente la idea de que la autoconciencia humana es un acontecimiento evolutivo irrepetible. Delfines, antropoides y personas exhiben un alto grado de encefalización y expansión del neocórtex, pero los cerebros de los delfines son bastante diferentes en muchos aspectos, pues los linajes de cetáceos y primates divergieron hace alrededor de setenta millones de años (cuando aún había dinosaurios). Esto implica que la emergencia del autorreconocimiento no es un producto secundario de factores evolutivos específicos de los antropoides y los homínidos, sino que puede atribuirse a rasgos tan generales como una elevada capacidad cognitiva. Esta convergencia cognitiva es especialmente llamativa a la luz de las profundas diferencias en la neuroanatomía y la historia evolutiva de ambos grupos.

El uso de herramientas quizá sea la manifestación más inequívoca del comportamiento inteligente orientado a un fin. Es verdad que la construcción y uso de herramientas por parte de animales está a años luz de la sofisticación tecnológica humana, pero está claro que los antecedentes son los mismos. Esta capacidad no es habitual, pero lo cierto es que ha evolucionado independientemente en más de un linaje. El uso de herramientas está bien documentado en aves, pero un ejemplo particularmente relevante es el de los cuervos de Nueva Caledonia[31]. Se ha comprobado que estas aves no sólo usan herramientas, sino que se las fabrican (en particular, son capaces de construir ganchos). Aparte de los loros, cuya complejidad cognitiva es bien conocida[32], muchos ornitólogos han llamado la atención sobre la notable inteligencia de los cuervos.

El uso de herramientas por parte de los chimpancés y otros monos

del viejo mundo es de sobra conocido, pero algunos monos del nuevo mundo, cuyo linaje se separó hace unos treinta millones de años, también han adquirido la capacidad de usar herramientas por evolución convergente. En particular, los monos capuchinos emplean herramientas para una variedad de usos, y hasta son capaces de desarrollar una industria lítica primitiva cuando disponen de materiales adecuados en cautividad[33].

Todos estos ejemplos evidencian la convergencia evolutiva en el uso de herramientas. Ésta es una capacidad que se asocia con la posesión de manos, pero los casos citados de aves (e incluso delfines) sugieren que ésta no es una limitación insuperable. Aun así, ¿cuán probable es que una especie dotada de gran inteligencia disponga también de manos libres para manejar herramientas? Ciertamente, nuestro bipedalismo es único. Pero no es menos cierto que las aves, los dinosaurios y los canguros también son bípedos, lo que sugiere que la evolución del bipedalismo no es tan improbable. Si nos ceñimos a los primates, muchos monos del viejo y del nuevo mundo muestran una tendencia manifiesta a caminar sobre dos piernas mientras tienen sus manos ocupadas en sostener algún objeto. También hay alguna que otra evidencia de que el bipedalismo evolucionó más de una vez no sólo entre los homínidos, sino entre los antropoides. Parece ser que al menos una especie europea insular de *Oreopithecus* (un antepasado miocénico de los actuales orangutanes) se hizo bípeda. Esta conjetura se basa en la anatomía de los huesos de la cadera y el pie. Pero las convergencias no acaban aquí, porque este antropoide desarrolló una mano con un agarre de precisión similar al de los australopitecos primitivos[34]. Obviamente, esto facilita sobremanera el uso de herramientas. En cualquier caso, al menos en lo que respecta a los vertebrados, la capacidad de emplear los miembros anteriores para manipular objetos no se restringe a los primates superiores, ni mucho menos. Los ejemplos van desde ranas hasta mamíferos como marsupiales, lémures y roedores. Esta capacidad de manipulación también ha evolucionado repetidamente por convergencia.

¿Estamos solos en el universo?

Curiosamente, Conway Morris, después de enterrar el argumento de Gould de la improbabilidad de la vida inteligente bajo una avalancha de ejemplos de convergencia evolutiva, comete el mismo error que él a la hora de juzgar la posibilidad de vida inteligente en otros planetas. Para Conway Morris, la evolución de la vida inteligente es inevitable tan pronto como se pone en marcha un proceso evolutivo

como el que ha tenido lugar aquí en la Tierra, pero considera improbable que algo así pueda repetirse en alguna otra parte del universo. Ésta me parece una conclusión apresurada. A fin de cuentas, el único requerimiento para que la evolución se ponga en marcha es la existencia de sistemas autoorganizativos capaces de reproducirse, y eso no parece tan improbable a la luz de la termodinámica de procesos irreversibles. Seguramente es cierto que la vida tal como la conocemos sólo puede evolucionar en planetas parecidos a la Tierra, y seguramente los planetas parecidos a la Tierra son una pequeña fracción de todos los planetas existentes. Pero, obviamente, la vida tal como la conocemos sólo es la vida que conocemos. ¿Por qué no puede haber otros fenómenos con las propiedades esenciales de la vida (es decir, sistemas complejos autoorganizativos, autorreproducibles y adaptativos) que no se parezcan en nada a la vida que conocemos, y que ni siquiera somos capaces de imaginar?

Pero esto es pura especulación. Aun incurriendo en cierto provincianismo biológico, ciñámonos a una vida parecida a la que conocemos aquí en la Tierra (aunque no sea exactamente igual en todos sus detalles). Eso aún nos deja bastantes posibilidades, pues aunque los planetas parecidos a la Tierra sólo representen una pequeña fracción de los planetas existentes, teniendo en cuenta la cantidad de sistemas solares semejantes al nuestro en la Vía Láctea, y la cantidad de galaxias semejantes a la nuestra que hay en el universo visible, eso aún debe representar un buen número de planetas susceptibles de albergar vida. Como he argumentado, la evolución de la vida inteligente no es un resultado necesario o siquiera esperable de la selección natural darwiniana por sí sola, sino que requiere una «bomba de complejidad» en la forma de un espectro fractal de perturbaciones biosféricas. Podríamos pensar, pues, que la vida inteligente nunca evolucionará en planetas demasiado tranquilos, donde la estabilidad del entorno físico y la coevolución optimizadora de la eficiencia harían que las unidades ecológico-evolutivas se instalaran pronto en una estasis permanente. Pero las simulaciones por ordenador de la dinámica ecológica sugieren que éste no sería el caso, pues aunque no hubiera perturbaciones externas suficientes, las perturbaciones internas (que también exhiben una estructura fractal[35], es decir, a mayor magnitud menor probabilidad) se encargarían de hacer el trabajo. De hecho, el problema para la evolución de la vida inteligente fuera de nuestro planeta seguramente es el contrario: la excesiva inestabilidad del entorno físico[36].

Richard Dawkins ha predicho que si alguna vez encontramos vida en otros planetas, se basará en un proceso de variación ajena al

entorno, aptitud diferencial en un contexto competitivo y persistencia en el tiempo, lo que ha llamado «darwinismo universal». La teoría del darwinismo universal promete explicar la evolución de entes replicantes también en otros planetas, dada su aplicabilidad general a los procesos de cambio evolutivo en el nuestro. Yo me atrevería a afirmar que en otros planetas la vida compleja e inteligente también será un resultado esperable del proceso evolutivo. Pero no me atrevo a especular sobre qué clase de vida inteligente podemos encontrar.

Hace unos cuantos años, en una cena donde coincidí con Lynn Margulis, ella sacó el tema de la posibilidad de que, en un futuro lejano, la humanidad pudiera llegar a convertirse en un superorganismo. En aquella ocasión le repliqué que tal cosa me parecía improbable, dado que las poblaciones humanas son mucho menos homogéneas genéticamente que las células de un organismo pluricelular o las hormigas de un hormiguero, por lo que los intereses genéticos individuales acabarían imponiéndose a los intereses colectivos. Pero ahora no estoy tan seguro de ello. No puedo dejar de encontrar un inquietante parecido entre Internet y el sistema nervioso reticular y difuso de una medusa. Es un sistema nervioso sumamente primitivo, sí, pero por algo se empieza. Es verdad que nuestra conducta es mucho más compleja e independiente que la de las células de nuestros cuerpos o la de las robóticas hormigas, y que nosotros tenemos cierta conciencia del sistema del que formamos parte, pero también es cierto que cualquier cazador-recolector habitante de las selvas o los desiertos es más independiente y autosuficiente que el urbanita medio. No sé qué curso seguirá la evolución de la humanidad, pero espero no llegar a conocer un futuro de necios al servicio de una entidad mayor —una «superhumanidad»— de la que forman parte sin saberlo.

La inteligencia ha evolucionado en muchos animales aparte de nosotros, pero nuestro lenguaje no sólo nos convierte en una especie única, sino en una nueva forma de vida. Aunque, por otra parte, no dejamos de ser «más de lo mismo»: el último peldaño (por ahora) de una escalera ascendente de independización creciente de la incertidumbre del entorno. La genial idea de Darwin para explicar la evolución biológica en nuestro planeta tiene un alcance universal y ha contribuido, más que ninguna otra idea anterior o posterior, a aumentar nuestra capacidad de comprender el mundo. Pero, por sí sola, no nos permite comprender nuestra propia evolución. Esto no significa que debamos rendirnos y abandonar la explicación de nuestra existencia a la contingencia absoluta. El deber de todo científico, insisto, es intentar hacer ciencia. La naturaleza sí juega a los dados,


pero lo hace con dados trucados.

Bibliografía

Abreu, E, J. L. Martins, T. S. Silveira, C. N. Keim, H. G. P. Lins de Barros, E. J. Gueiros Filho y U. Lins (2007), «*Candidatus Magnetoglobus multicellularis*, a multicellular, magnetotactic prokaryote from a hypersaline environment», *International Journal of Systematic and Environmental Microbiology* 57(6), págs. 1318-1322.

Abreu, E, K. T. Silva, J. L. Martins y U. Lins (2006), «Cell viability in magnetotactic multicellular prokaryotes», *International Microbiology* 9, págs. 267-272.

Agustí, J. (1994), *La evolución y sus metáforas*, Tusquets Editores, col. Metatemas 33, Barcelona.

— (1996), *La lógica de las extinciones*, Tusquets Editores, col. Metatemas 42, Barcelona.

— (1998), «La paradoja del progreso evolutivo», en J. Wagensberg y J. Agustí (eds.), *El progreso, ¿un concepto acabado o emergente?*, Tusquets Editores, col. Metatemas 52, Barcelona.

Alberch, P., S. J. Gould, G. Oster y D. B. Wake (1979), «Size and shape in ontogeny and phylogeny», *Paleobiology* 5, págs. 296-317.

Archibald, J. D. (1996), *Dinosaur Extinction and the End of an Era*, Columbia University Press, Nueva York.

Ayala, F. J., M. L. Tracey, D. Hedgecock y R. C. Richmond (1974), «Genetic differentiation during the speciation process in *Drosophila*», *Evolution* 28, págs. 576-592.

Barnard, C. J. (1984), «Stasis. A coevolutionary model», *Journal of Theoretical Biology* 110, págs. 27-34.

Bateson, W. (1894), *Materials for the Study of Variation Treated with Especial Regard to Discontinuity in the Origin of Species*, MacMillan, Londres.

Bell, G. (1982), *The Masterpiece of Nature*, Croom-Helm, Londres.

Bernstein, H., H. Byerly, F. A. Hopf y R. E. Michod (1985), «Sex and the emergence of species», *Journal of Theoretical Biology* 117, págs. 665-690.

Bonner, J. T. (1994), *Life Cycles: Reflections of an Evolutionary Biologist*, Princeton University Press, Princeton [trad. esp.: *Ciclos vitales: Confesiones de un biólogo evolucionista*, Alianza Editorial, Madrid, 1995].

Boucot, A. J. y R. Watkins (1978), «Community evolution and rates of cladogenesis», *Evolutionary Biology* 11, págs. 545-645.

Brooks, D. R. y D. A. McLennan (1991), *Phylogeny, Ecology, and Behavior: A Research Program in Comparative Biology*, University of Chicago Press, Chicago.

Burt, A. (2000), «Perspective: Sex, Recombination and the Efficacy of Selection - Was Weismann Right?», *Evolution* 54(2), págs. 337-351.

— y G. Bell (1987), «Mammalian chiasma frequencies as a test of two theories of recombination», *Nature* 326, págs. 803-805.

Camazine, S., J. L. Deneubourg, N. R. Franks, J. Sneyd, G. Theraula y E. Bonabeau (2001), *Self-Organization in Biological Systems*, Princeton University Press, Princeton.

Carmeliet, P. y M. Tessier-Lavigne (2005), «Common mechanismes of nerve and blood vessel wiring», *Nature* 436, págs. 193-200.

Carroll, R. L. (1997), *Patterns and Processes of Vertebrate Evolution*, Cambridge University Press, Cambridge.

Carroll, S. B. (2005), *Endless Forms Most Beautiful: The New Science of Evo Devo*, W. W. Norton, Nueva York.

— (2006), *The Making of the Fittest: DNA and the Ultimate Forensic Record of Evolution*, W. W. Norton, Nueva York.

—, J. K. Grenier y S. D. Weatherbee (2005), *From DNA to Diversity: Molecular Genetics and the Evolution of Animal Design*, Blackwell Publishing, Oxford.

Cavalier-Smith, T. (1987), «The simultaneous symbiotic origin of mitochondria, chloroplasts, and microbodies», *Annals New York Academy of Science* 503, págs. 55-71.

Clarke, B. (2012), «Gaia is not an organism: Scenes from the early

scientific collaboration between Lynn Margulis and James Lovelock», en *Lynn Margulis, the Life and Legacy of a Scientific Rebel*, D. Sagan (ed.) Chelsea Green, Vermont.

Clutton-Brock, T. H. (1994), «The costs of sex», en *The Differences Between the Sexes*, R. V. Short y E. Balaban (eds.), Cambridge University Press, Cambridge.

Colegrave, Nick (2002), «Sex releases the speed limit on evolution», *Nature* 420, págs. 664-666.

Conrad, M. (1983), *Adaptability: The Significance of Variability from Molecule to Ecosystem*, Academic Press, Nueva York, págs. 51-78.

Conway Morris, S. (2003), *Life's Solution: Inevitable Humans in a Lonely Universe*, Cambridge University Press, Cambridge.

Cope, E. D. (1896), *The Primary Factors of Organic Evolution*, The Open Court Publishing Company, Chicago.

Corning, P. A. (2005), *Holistic Darwinism: Synergy, Cybernetics, and the Bioeconomics of Evolution*, University of Chicago Press, Chicago.

Crews, D. (1994), «Constraints to parthenogenesis», en *The Differences Between the Sexes*, R. V. Short y E. Balaban (eds.), Cambridge University Press, Cambridge.

Crick, F. (1988), *What Mad Pursuit: a Personal View of Scientific Discovery*, Basic Books, Nueva York [trad. esp.: *Qué loco propósito*, Tusquets Editores, col. Metatemas 19, Barcelona, 1989].

Darwin, C. R. (1859), *On the Origins of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favored Races in the Struggle for Life*, Murray, Londres [trad. esp.: *El origen de las especies*, Grijalbo, Barcelona, 1957].

— (1868), *The Variation of Animals and Plants under Domestication*, Murray, Londres.

Dawkins, R. (1982), *The Extended Phenotype*, Oxford University Press, Oxford.

— (1986), *The Blind Watchmaker*, Longman, Londres [trad. esp.: *El relojero ciego*, Labor, Barcelona, 1988].

— (1989), *The Selfish Gene* (2.a ed.), Oxford University Press Oxford [trad. esp.: *El gen egoísta*, Salvat, Barcelona, 1993].

— (1996), *Climbing Mount Improbable*, W. W. Norton, Nueva York

[trad. esp.: *Escalando el monte improbable*, Tusquets Editores, col. Metatemas 53, Barcelona, 1998].

— (1998), *Unweaving the Rainbow*, Penguin, Londres [trad. esp.: *Destejiendo el arco iris*, Tusquets Editores, col. Metatemas 61, Barcelona, 2000].

— (2004), *The Ancestor's Tale*, Weidenfeld & Nicholson, Londres [trad. esp.: *El cuento del antepasado*, Antoni Bosch Editor, Barcelona, 2008].

De Waal, F. (2005), *Our Inner Ape*, Rivehead Books, Nueva York [trad. esp.: *El mono que llevamos dentro*, Tusquets Editores, col. Metatemas 96, Barcelona, 2007].

Dennett, D. (1995), *Darwin's Dangerous Idea*, Simon & Schuster, Nueva York [trad. esp.: *La peligrosa idea de Darwin*, Galaxia Gutenberg, Barcelona, 1999].

Dingus, L. (1984), «Effects of stratigraphic completeness on interpretations of extinction rates across the Cretaceous-Tertiary boundary», *Paleobiology* 10, págs. 420-438.

Dobzhansky, T. (1962), *Manking Evolving: The Evolution of the Human Species*, Yale University Press, New Haven (Connecticut).

Douglas, M. E. y J. C. Avise (1982), «Speciation rate and morphological divergence in fishes: test of gradual versus rectangular modes of evolutionary change», *Evolution* 36, págs. 224-232.

Doupe, A. y P. Kuhl (1999), «Birdsong and human speech: common themes and mechanisms», *Annual Review of Neuroscience* 22, págs. 567-631.

Drossel, B. (2001), «Biological evolution and statistical physics», *Advances in Physics* 50, págs. 209-295.

Eldredge, N. (1985), *Unfinished Synthesis: Biological Hierarchies and Modern Evolutionary Thought*, Oxford University Press, Oxford.

— (1989), *Macroevolutionary Dynamics: Species, Niches, and Adaptive Peaks*, McGraw-Hill. Nueva York.

— (1995), *Reinventing Darwin: The Great Evolutionary Debate*, Weidenfeld & Nicholson, Londres.

— y S. J. Gould (1972), «Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism», en T. J. M. Schopf y J. M. Thomas (eds.),

Models in Paleobiology, Freeman, Nueva York, págs. 82-115.

Erwin, D. H. (1993), *The Great Paleozoic Crisis*, Columbia University Press, Nueva York.

Fisher, R. A. (1930), *The Genetical Theory of Natural Selection*, Clarendon, Oxford.

Fontdevila, A. y A. Moya (1999), *Introducción a la genética de poblaciones*, Síntesis, Madrid.

— (2003), *Evolución: origen, adaptación y divergencia de las especies*, Síntesis, Madrid.

García Leal, A. (2005), *La conjura de los machos: Una visión evolucionista de la sexualidad humana*, Tusquets Editores, col. Metatemas 87, Barcelona.

— (2008), *El sexo de las lagartijas: Controversias sobre la evolución de la sexualidad*, Tusquets Editores, col. Metatemas 103, Barcelona.

Ghiselin, M. T. (1974), *The Economy of Nature and the Evolution of Sex*. University of California Press, Berkeley.

Gil, R., F. J. Silva, J. Peretó y A. Moya (2004), «Determination of the core of a minimal bacterial gene set», *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 68, págs. 518-537.

Goldschmidt, R. B. (1940), *The Material Basis of Evolution*, Yale University Press, New Haven (Conecticut).

Goodwin, B. C. (1994), *How the Leopard Changed its Spots*, Weidenfeld & Nicholson, Londres [trad. esp.: *Las manchas del leopardo*, Tusquets Editores, col. Metatemas 51, Barcelona, 1998].

— y L. E. H. Trainor (1985), «Tip and whorl morphogenesis in *Acetabularia* by calcium-regulated strain fields», *Journal of Theoretical Biology* 117, págs. 79-106.

Gould, S. J. (1977), *Ontogeny and Philogeny*, Belknap Press, Cambridge (Massachusetts) [trad. esp.: *Ontogenia y filogenia*, Crítica, Barcelona, 2010].

— (1980), *The Panda's Thumb*, W. W. Norton, Nueva York [trad. esp.: *El pulgar del panda*. Crítica, Barcelona, 2006].

— (1980b), «Is a new and general theory of evolution emerging?», *Paleobiology*, 6, págs. 119-130.

— (1982), «Darwinism and the expansion of evolutionary theory»,

Science, 216, págs. 380-387.

— (1983), *Hen's Teeth and Horse's Toes*, W. W. Norton, Nueva York [trad. esp.: *Dientes de gallina y dedos de caballo*, Hermann Blume, Madrid, 1984].

— (1988), «On replacing the idea of progress with an operational notion of directionality», en M. H. Nitecki (ed.), *Evolutionary Progress*, University of Chicago Press, Chicago.

— (1988b), «Trends as changes in variance: a new slant on progress and directionality in evolution», *Journal of Paleontology* 62(3), págs. 319-329.

— (1989), *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History*, Hutchison Radius, Londres [trad. esp.: *La vida maravillosa*, Crítica, Barcelona, 1993].

— (1990), *The Individual in Darwin's World*, Edinburgh University Press, Edimburgo.

— (1992), «Life in a punctuation». *Natural History* 101, págs. 10-21.

— (1996), *Full House: The Spread of Excellence from Plato to Darwin*, Harmony Books, Nueva York [trad. esp.: *La grandeza de la vida*, Crítica, Barcelona, 1997].

— (2002), *The Structure of Evolutionary Theory*, Harvard University Press, Cambridge (Massachusetts) [trad. esp.: *La estructura de la teoría de la evolución*, Tusquets Editores, col. Metatemas 82, Barcelona, 2004].

— y N. Eldredge (1977), «Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution revisited». *Paleobiology* 3, págs. 115-151.

— y R. W. Lewontin (1979), «The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme», *Proceedings of the Royal Society of London* B, vol. 205, págs. 581-598.

— y E. S. Vrba (1981), «Exaptation - a missing term in the science of form», *Paleobiology* 8, págs. 4-15.

Grosberg, R. K. y R. R. Strathmann (2007), «The evolution of multicellularity: A minor major transition?», *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38, págs. 621-654.

Haldane, J. B. S. (1949), «Suggestions as to quantitative measurement of rates of evolution». *Evolution* 3, págs. 51-56.

Hamilton, W. D. (1964), «The genetical evolution of social behavior, I, II», *Journal of Theoretical Biology* 7, págs. 1-52.

Head, G., R. M. May y L. Pendleton (1987), «Environmental determination of sex in reptiles», *Nature* 329, págs. 198-199.

Himler, A. G., E. J. Caldera, B. C. Baer, H. Fernández-Marín y U. G. Mueller (2009), «No sex in fungus-farming ants or their crops», *Proceedings of de Royal Society B: Biological Sciences* 276(1667), págs. 2611-2616.

Hochachka, P. W. y G. N. Somero (2002), *Biochemical Adaptation, Mechanism and Process in Physiological Evolution*, Oxford University Press, Oxford.

Hoekstra, H. E. y J. A. Coyne (2007), «The locus of evolution: Evo Devo and the genetics of adaptation», *Evolution* 61, págs. 995-1016.

Hoffman, A. (1989), *Arguments on Evolution*, Oxford University Press, Oxford.

Hull, D. L. (1980), «Individuality and selection», *Annual Review of Ecology and Systematics* 11, págs. 311-332.

— (1988), «Interactors versus vehicles», en H. C. Plotkin (ed.) *The Role of Behavior in Evolution*, MIT Press, Cambridge (Massachusetts).

Hunt, G. R. y R. D. Gray (2002), «Species-wide manufacture of sticktype tools by New Caledonian crows», *Emu* 102, págs. 349-353.

Jablonski, D. (1993), «The tropics as a source of evolutionary novelty through geological time», *Nature* 364, págs. 142-144.

— (1995), «Extinction in the fossil record», en J. H. Lawton y R. M. May (eds.), *Extinction Rates*, Oxford University Press, Oxford, págs. 25-44.

— (1996), «Extinción de fondo frente a extinciones en masa», en J. Agustí (ed.), *La lógica de las extinciones*, ed. cit. págs. 65-91.

Jacob, F. (1970), *La logique du vivant: Une histoire de l'hérédité*, Gallimard, París [trad. esp.: *La lógica de lo viviente*, Tusquets Editores, col. Metatemas 59, Barcelona, 1999].

— (1981), *Le jeu des possibles: Essai sur la diversité du vivant*, Fayard, París [trad. esp.: *El juego de lo posible*, Grijalbo, Barcelona, 1982].

— y J. Monod (1961), «Genetic regulatory mechanisms in the

synthesis of proteins», *Journal of Molecular Biology* 3, págs. 318-356.

Kauffman, E. G. y P. J. Harries (1996), «Las consecuencias de la extinción en masa. Predicciones para la supervivencia y regeneración en ecosistemas antiguos y modernos», en J. Agustí (ed.), *La lógica de las extinciones*, ed. cit., págs. 17-60.

Kauffman, S. A. (1993), *The Origins of Order*, Oxford University Press, Oxford.

Keim, C. N., J. L. Martins, F. Abreu. A. S. Rosado, H. G. P. Lins de Barros, R. Borojevic, U. Lins y M. Farina (2004), «Multicellular life cycle of magnetotactic prokaryotes», *FEMS Microbiology Letters* 240, págs. 203-208.

Kirschner, M. W. y J. C. Gerhart (2005), *The Plausibility of Life: Resolving Darwin's Dilemma*, Yale University Press, New Haven (Connecticut).

Lande, R. (1979), «Effective deme size during long-term evolution estimated from rates of chromosomal rearrangement», *Evolution* 33, págs. 234-251.

Lawrence, P. (2004), «Theoretical embryology: a route to extinction?», *Current Biology* 14, págs. R7-R8.

Lawton, J. H. y R. M. May (1995), *Extinction Rates*, Oxford University Press, Oxford.

Leakey, R. y R. Lewin (1995), *The Sixth Extinction: Patterns of Life and the Future of Humankind*, Doubleday, Nueva York [trad. esp.: *La sexta extinción*, Tusquets Editores, col. Metatemas 50, Barcelona, 1997].

Levins, R. y R. W. Lewontin (1985), *The Dialectical Biologist*, Harvard University Press, Cambridge (Massachusetts).

Levinton, J. S. (2001), *Genetics, Paleontology, and Macroevolution*, Cambridge University Press, Cambridge.

— y C. Simon (1980), «A critique of the punctuated equilibria model and implications for the detection of speciation in the fossil record», *Systematic Zoology*, 29, págs. 130-142.

Lewontin, R. W. (1978), «Adaptation», *Scientific American* 239, págs. 212-230.

— (2000), *The Triple Helix: Gene, Organism, and Environment*, Harvard

University Press, Cambridge (Massachusetts).

Lloyd, E. A. y S. J. Gould (1993), «Species selection on variability», *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 90, págs. 595-599.

López-Martínez, N. (2009), «Time asymmetry in the paleobiogeographic history of species». *Bulletin de la Société Géologique de France* 1, págs. 45-55.

Lorenz, K. (1963), *Das sogenannte Böse*, Borotha-Schoeler Verlag, Berlín [trad. esp.: *Sobre la agresión, el pretendido mal*, Siglo XXI, Madrid, 1973].

Losos, J. B., T. R. Jackman, A. Larson, K. de Queiroz y L. Rodríguez-Schettino (1998), «Contingency and determinism in replicated adaptive radiations of island lizards», *Science* 279, págs. 2115-2118.

Lovelock, J. (1979), *Gaia: A New Look at Life on Earth*, Oxford University Press, Oxford [trad. esp.: *Gaia: Una nueva visión de la vida sobre la Tierra*, Hermann Blume, Madrid, 1983].

— (2009), *The Vanishing Face of Gaia*, Allen Lane/Penguin Books, Londres [trad. esp.: *La Tierra se agota*. Planeta, Barcelona. 2011].

Lyttle, T. W., L. M. Sandler, T. Prout y D. D. Perkins (1991), «The genetics and evolutionary biology of meiotic drive», *American Naturalist* 137, págs. 281-456.

Mackie, G. O., P. R. Pugh y J. E. Purcell (1987), «Siphonophore biology», *Advances in Marine Biology* 24, págs. 98-262.

Margalef, R. (1993), *Teoría de los sistemas ecológicos*, Publicacions de la Universität de Barcelona, Barcelona.

— (1996), «¿Pueden ser de origen endógeno las grandes catástrofes de la biosfera? La otra sombra de Gaia», en J. Agustí (ed.), *La lógica de las extinciones*, ed. cit., págs. 155-184.

Margulis, L. (1993), *Symbiosis in Cell Evolution* (2.a ed.), W. H. Freeman, San Francisco.

— y D. Sagan (1997), *What is Sex?*, Nevraumont, New York [trad. esp.: *¿Qué es el sexo?*, Tusquets Editores, col. Metatemas 55, Barcelona, 1998].

— (2002), *Acquiring Genomes: A Theory of the Origins of Species*, Basic Books, Nueva York [trad. esp.: *Captando genomas: Una teoría sobre el origen de las especies*, Kairós, Barcelona, 2003].

— Marino, L. (2002), «Convergence of complex cognitive abilities in cetaceans and primates». *Brain, Behavior and Evolution* 59, págs. 21-32.

Maynard Smith, J. (1978), *The Evolution of Sex*, Cambridge University Press, Cambridge.

— (1982), *Evolution and the Theory of Games*, Cambridge University Press, Cambridge.

— (1999), *Shaping Life: Genes, Embryos, and Evolution*, Yale University Press, New Haven (Connecticut) [trad. esp.: *La construcción de la vida*, Crítica, Barcelona, 2000].

— y E. Szathmáry (1995), *The Major Transitions in Evolution*, W. H. Freeman, Oxford.

— (1999), *The Origins of Life: From the Birth of Life to the Origin of Language*, Oxford University Press, Oxford [trad. esp.: *Ocho hitos de la evolución*, Tusquets Editores, col. Metatemas 67, Barcelona, 2001].

Mayr, E. (1963), *Populations, Species, and Evolution*, Harvard University Press, Cambridge (Massachusetts).

— (1982), *The Growth of Biological Thought*, Harvard University Press, Cambridge (Massachusetts).

— (1997), *This is Biology*, Belknap Press, Cambridge (Massachusetts) [trad., esp.: *Así es la biología*, Debate, Barcelona, 1998].

McKinney, M. L. (1997), «Extinction vulnerability and selectivity: combining ecological and paleontological views». *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 28, págs. 495-516.

McNamara, K. J. (1997), *Shapes of Time: The Evolution of Growth and Development*, Johns Hopkins University Press, Baltimore.

Michod, R. E. (1995), *Eros and Evolution: A Natural Philosophy of Sex*, Addison-Wesley, Reading (Massachusetts).

— (1999), *Darwinian Dynamics: Evolutionary Transitions in Fitness and Individuality*, Princeton University Press, Princeton (Nueva Jersey).

Monod, J. (1970), *Le hasard et la nécessité (Essai sur la philosophie naturelle de la biologie moderne)*. Éditions du Seuil, París [trad. esp.: *El azar y la necesidad*, Tusquets Editores, col. Metatemas 6, Barcelona, 1985].

Moreno, J. (2008), *Los retos actuales del darwinismo*, Síntesis, Madrid.

Morris, P. J. (1995), «Coordinated stasis and ecological locking», *Palaios* 10, págs. 101-102.

Moya, A. (2010), *Evolución*, Laetoli, Pamplona.

— y E. Font (2004), *Evolution: From Molecules to Ecosystems*, Oxford University Press, Oxford.

Nijhout, H. F. (1991), *The Development and Evolution of Butterfly Wing Patterns*, Smithsonian Institution Press, Washington.

Odling-Smee, F. J., K. N. Laland y M. W. Feldman (2003), *Niche Construction: The Neglected Process in Evolution*, Princeton University Press, Princeton (Nueva Jersey).

Orzack, S. H. y E. Sober (2001), *Adaptationism and Optimality*, Cambridge University Press, Cambridge.

Otto, S. y T. Lenormand (2002), «Resolving the paradox of sex and recombination», *Nature Reviews Genetics* 3, págs. 252-261.

Pagel, M., C. Venditti y A. Meade (2006), «Large punctuational contribution of speciation to evolutionary divergence at the molecular level», *Science* 314, págs. 119-121.

Patterson, C. y A. B. Smith (1987), «Is the periodicity of extinctions a taxonomic artefact?», *Nature* 330, págs. 248-251.

Pepperberg, I. M. (1999), *The Alex Studies: Cognitive and Communicative Abilities of Grey Parrots*, Harvard University Press, Cambridge (Massachusetts).

Plotkin, C. (1988), *The Role of Behavior in Evolution*. MIT Press, Cambridge (Massachusetts).

— (1994), *Darwin Machines and the Nature of Knowledge*, Penguin, Londres.

Prigogine, I. e I. Stengers (1979), *La nouvelle alliance: metamorphose de la science*, Gallimard, París [trad. esp.: *La nueva alianza: metamorfosis de la ciencia*, Alianza, Madrid, 1983].

Raff, R. A. (1996), *The Shape of Life: Genes. Development, and the Evolution of Animal Form*, University of Chicago Press, Chicago.

Raup, D. (1986), «Biological extinction in Earth history», *Science* 231, pág. 1528-1533.

— (1991), *Extinctions: Bad Genes or Bad Luck?*, W. W. Norton, Nueva York.

— y J. J. Sepkoski (1984), «Periodicity of extinctions in the geological past», *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 81, págs. 801-805.

Reeve, H. K. y P. W. Sherman (1993), «Adaptation and the goals of evolutionary research», *Quarterly Review of Biology* 68, págs. 1-32.

—, D. F. Westneat, W. A. Noon, P. W. Sherman y C. F. Aquadro (1990), «DNA "fingerprinting" reveals high levels of inbreeding in colonies of the eusocial naked mole-rat». *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 87, págs. 2496-2500.

Rice, S. H. (1995), «A genetical theory of species selection», *Journal of Theoretical Biology* 177, págs. 237-245.

Rook, L., L. Bondioli, M. Köhler, S. Moyà-Solà y R. Macchiarelli (1999), «*Oreopithecus* was a bipedal ape after all: evidence from the iliac cancellous architecture», *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 96(15), págs. 8795-8799.

Rosenberg, A. (2000), *Darwinism in Philosophy, Social Science and Policy*, Cambridge University Press, Cambridge.

Sagan, D. (2012), *Lynn Margulis, the Life and Legacy of a Scientific Rebel*, Chelsea Green, Vermont.

Sampedro, J. (2002), *Deconstruyendo a Darwin*, Crítica, Barcelona.

Schopf, T. J. M. (1972), *Models in Paleobiology*, Freeman, Nueva York.

—, D. M. Raup, S. J. Gould y D. S. Simberloff (1975), «Genomic versus morphologic rates of evolution: influence of morphologic complexity», *Paleobiology* 1, págs. 63-70.

— y J. M. Thomas (1972), *Models in Paleobiology*, Freeman, Nueva York.

Sepkoski, J. J. (1984), «A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. III. Post-Paleozoic families and mass extinctions», *Paleobiology* 10, págs. 246-267.

Shannon, C. E. (1948), «A mathematical theory of communication», *Bell System Technical Journal* 27, págs. 379-656.

Short, R. V. y E. Balaban (1994), *The Differences Between the Sexes*, Cambridge University Press, Cambridge.

Simons, A. M. (2002), «The continuity of microevolution and macroevolution», *Journal of Evolutionary Biology* 15, págs. 688-701.

Simpson, G. G. (1944), *Tempo and Mode in Evolution*, Columbia University Press, Nueva York.

— (1980), *Splendid Isolation*, Yale University Press, New Haven (Connecticut).

Sober, E. (1993), *Philosophy of Biology*, Westview Press, Boulder [trad. esp.: *Filosofía de la biología*, Alianza, Madrid, 1996].

— y D. S. Wilson (1998), *Unto Others: The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*, Harvard University Press, Cambridge (Massachusetts).

Solé, R. V. y S. C. Manrubia (1997), «Criticality and unpredictability in evolution», *Physical Review* E 55, págs. 4500-4507.

Stanley, S. M. (1979), *Macroevolution: Pattern and Process*, W. H. Freeman, San Francisco.

Stearns, S. y R. F. Hoekstra (2000), *Evolution: An Introduction*, Oxford University Press, Oxford.

Thom, R. (1972), *Stabilité structurelle et morphogenèse*, Benjamin, Nueva York.

Thorne, B. L. (1997), «Evolution of eusociality in termites», *Annual Review of Ecology and Systematics* 28, págs. 27-54.

Tilman, D. (1999), «The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles», *Ecology* 80, págs. 1455-1474.

Todd, N. B. (1970), «Karyotypic fissioning and canid phylogeny», *Journal of Theoretical Biology* 26, págs. 445-480.

— (2001), «Kinetochore reproduction underlies karyotipic fission theory: Possible legacy of symbiogenesis in mammalian chromosome evolution», *Symbiosis* 29, págs. 319-327.

Trivers, R. (1971), «The evolution of reciprocal altruism», *Quarterly Review of Biology* 46, págs. 35-57.

Turner, J. R. G. (1981), «Adaptation and evolution in *Heliconius*: a defense of neodarwinism», *Annual Review of Ecology and Systematics* 12, págs. 99-121.

Valentine, J. W., A. G. Collins y C. Porter Meyer (1994),

«Morphological complexity increase in metazoans», *Paleobiology* 20(2), págs. 131-142.

Van Ham, R. C. H. J., A. Moya y A. Latorre (2004), «The evolution of endosymbiosis in insects», en A. Moya y E. Font (eds.), *Evolution: From Molecules to Ecosystems*, Oxford University Press, Oxford, págs. 94-105.

Van Valen, L. (1973), «A new evolutionary law», *Evolutionary Theory* 1, págs. 1-30.

— (1975), «Group selection, sex, and fossils», *Evolution* 29, págs. 87-94.

Wagensberg, J. (2000), «Complexity versus uncertainty: the question of staying alive», *Biology and Philosophy* 15, págs. 493-508.

— (2009), «Understanding form», *Biological Theory* 3, págs. 325-335.

— y J. Agustí (1988), *El progreso, ¿un concepto acabado o emergente?*, ed. cit.

—, A. García Leal y H. G. P. Lins de Barros (2010), «Individuals versus individualities: a darwinian approach», *Biological Theory* 5(1), págs. 87-95.

Wallin, I. E. (1927), *Symbionticism and the Origin of Species*, Williams & Wilkins, Baltimore (Maryland).

Ward, P. D. (1997), *The Call of the Distant Mammoths*, Springer Verlag, Nueva York.

Weir, A. A. S., J. Chappell y A. Kacelnick (2002), «Shaping of hooks in New Caledonian crows», *Science* 297, pág. 981.

Weismann, A. (1889), «The significance of sexual reproduction in the theory of natural selection», en E. B. Poulton, S. Schönland y A. E. Shipley (eds.), *Essays upon Heredity and Kindred Biological Problems*, Clarendon Press, Oxford, págs. 251-332.

— (1904), *The Evolution Theory*, Princeton University Press, Princeton (Nueva Jersey).

West-Eberhard, M. J. (2003), *Developmental Plasticity and Evolution*, Oxford University Press, Oxford.

Westergaard, G. C. y S. J. Suomi (1994) «A simple stone-tool technology in monkeys», *Journal of Human Evolution* 27, págs. 399-404.

Wiener, J. (1999), *The Beak of the Fich*, Harvard University Press, Cambridge (Massachusetts).

Williams, G. C. (1966): *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press, Princeton.

— (1975), *Sex and Evolution*, Princeton University Press, Princeton.

— (1992), *Natural Selection: Domains. Levels, and Challenges*, Oxford University Press, Oxford.

— (1996), *Plan and Purpose in Nature*, Weidenfeld & Nicholson, Londres.

Williamson, D. I. (2001), «Larval transfer and the origin of larvae», *Zoological Journal of the Linnean Society* 131, págs. 111-122.

Wilson, D. S. (1980), *The Natural Selection of Populations and Communities*, Benjamin/Cummings, Menlo Park.

— y E. O. Wilson (2007), «Rethinking the theoretical foundation of sociobiology», *The Quarterly Review of Biology* 82, págs. 327-348.

Wilson, E. O. (1971), *The Insect Societies*, Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge (Massachusetts).

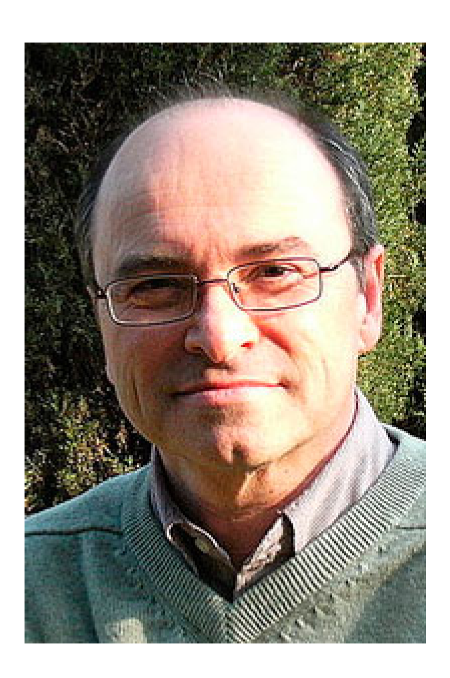
— (1975), *Sociobiology: The New Synthesis*, Harvard University Press, Cambridge (Massachussetts) [trad. esp.: *Sociobiologfa*, Omega, Barcelona, 1980].

Wilson, J. (1999), *Biological Individuality*, Cambridge University Press, Cambridge.

Wolpert, L. (1969), «Positional information and the pattern of cellular differentiation», *Journal of Theoretical Biology* 25, págs. 1-47.

Wright, R. (2000), *Non Zero: The Logic of Human Destiny*, Pantheon Books, Nueva York [trad. esp.: *Nadie pierde: La teoría de juegos y la lógica del destino humano*, Tusquets Editores, col. Metatemas 89, Barcelona, 2005].

Wynne-Edwards, V. C. (1962), *Animal Dispersion in Relation to Social Behavior*, Oliver & Boyd, Londres.



AMBROSIO GARCÍA LEAL. Nació en 1958 en Barbate (Cádiz). Biólogo y doctor en filosofía de la ciencia por la Universidad Autónoma de Barcelona, ha investigado en ecología, biotermodinámica y teoría de sistemas complejos adaptativos.

En los últimos años, sus intereses han derivado hacia la filosofía de la biología, en particular hacia los problemas que plantea la evolución del sexo para la teoría darwiniana. Vinculado desde hace años a la colección Metatemas de Tusquets Editores, como supervisor científico y como traductor de reconocida solvencia, también ha colaborado en numerosas exposiciones como asesor científico de CosmoCaixa, el museo de la ciencia de Barcelona.

Notas del capítulo 1

[1] Dennett, 1995. < <

[2] Moreno, 2008. < <

[3] Eldredge, 1995. < <

[4] Gould, 2002. < <

[5] *Ibid.* < <

[6] Goldschmidt, 1940. < <

[7] Lovelock, 1979. < <

[8] Eldredge y Gould, 1972. < <

[9] Kauffman, 1993. < <

[10] Goodwin, 1994. < <

[11] Margulis y Sagan, 2002. < <

[12] Incluso un filósofo de la ciencia de la talla de Karl Popper cayó en el error de atribuir esta circularidad a la teoría darwiniana, lo que según él la desacreditaba como teoría auténticamente científica. Aun así, no dejó de reconocer las aportaciones del darwinismo (que describió como un «programa de investigación metafísico») a la ciencia. Más tarde, en una memorable conferencia titulada «Natural Selection and the Emergence of Mind», impartida en el Darwin College de Cambridge en 1977, se retractó del todo y admitió que la teoría de la selección natural (como le gustaba decir a él) tenía plena validez científica. < <

[13] Michod, 1999. < <

[14] Moreno, 2008. < <

[15] Fisher, 1930: Moreno, 2008. < <

[16] Los científicos comprometidos con el activismo feminista u homosexual (o ambas cosas, como en el caso de Anne Fausto-Sterling, quien ha llegado a sugerir que los géneros masculino y femenino no son clases naturales) son especialmente proclives a vender ideología disfrazada de ciencia. Por citar un ejemplo local extremo de discurso político presentado como opinión científica, no me resisto a mencionar al madrileño Máximo Sandín, un antisistema disfrazado de científico que, entre otras «sandineces» (permítaseme el neologismo), afirma que el neodarwinismo es una secta (aunque eso es precisamente lo que parece su cohorte de discípulos) y que el mecanismo fundamental de la evolución no es la mutación aleatoria ni la selección natural, sino la integración de virus en genomas preexistentes. < <

[17] Para una muestra, véase Levins y Lewontin, 1985. < <

[18] Véase Moreno, 2008. < <

Notas del capítulo 2

[1] Citado en Moreno, 2008. < <

[2] Mayr, 1997. < <

[3] Rosenberg, 2000. < <

[4] Jacob y Monod, 1961. < <

[5] Los biólogos evolutivos solemos referirnos a la variación como «aleatoria». En rigor, este calificativo no es exacto, porque no se trata de que los cambios sean aleatorios en el sentido probabilístico estricto de igualmente probables en cualquier dirección, como en el lanzamiento de un dado, sino de que la variación debe ser absolutamente independiente de las presiones selectivas. En cuanto a la restricción de la magnitud de la variación, ésta sólo se aplica a los rasgos relevantes para la aptitud darwiniana; los caracteres neutros a efectos selectivos pueden variar sobremanera de un individuo a otro y de una generación a otra. < <

[6] Gould, 2002. < <

[7] Un ejemplo de este modo de proceder es la explicación ofrecida por Gould del hecho de que las hienas hembra tengan pene, que atribuye a un desarreglo hormonal. Pero esta explicación basada en la causa eficiente no es en absoluto incompatible con la explicación adaptacionista del pene de las hienas; véase Gould, 1983; García Leal, 2005. < <

[8] Por ejemplo, se afirma sin ninguna base empírica que, obviamente, la diferencia en el número de cuernos entre los rinocerontes africanos y los asiáticos (dos y uno, respectivamente) no tiene sentido adaptativo, lo que no es tan obvio si se tiene en cuenta que en las especies asiáticas los machos pelean con los incisivos inferiores y no con los cuernos, como sí hacen las especies africanas; véase Moreno, 2008. < <

[9] Lewontin, 1978. < <

[10] Reeve y Sherman, 1993. < <

[11] En cuanto la intensidad de la selección se relaja, sin embargo, la variación aumenta, como lo prueba el hecho de que muchos de nosotros necesitemos gafas. < <

[12] Brooks y McLennan, 1991. < <

[13] Gould y Vrba, 1982. < <

[14] Hochachka y Somero, 2002. <<

[15] Williams, 1966. < <

[16] Moreno, 2008. < <

[17] Dennett, 1995. < <

[18] Rosenberg, 2000. < <

[19] Véase, por ejemplo, Alberch *et al.*, 1979. < <

[20] Lawrence, 2004. < <

[21] Reeve y Sherman, 1993. < <

[22] Moreno, 2008. < <

[23] *Ibid.* <<

[24] Kauffman, 1993; Goodwin, 1994. < <

[25] Moreno, 2008. < <

[26] Thom, 1972. < <

[27] Francis Crick, codescubridor de la estructura molecular del ADN, declaró en una ocasión que «René Thom era un buen matemático […]. Pero siempre sospeché que cualquier idea en biología que pudiera tener probablemente sería errónea» (citado en Moreno, 2008). < <

[28] Prigogine y Stengers, 1979. <<

[29] Lewontin se ha mostrado muy escéptico acerca del potencial de estos modelos en biología, lo cual es significativo viniendo de un antiadaptacionista como él: «Más allá de la especulación pura y el ajuste *ad hoc* de los rangos de los parámetros de modelos poblacionales sencillos, la teoría del caos no ha aumentado la comprensión de lo que realmente ocurre en la naturaleza, porque no sabemos cómo descubrir “leyes” de la dinámica de poblaciones, si es que existen» (Lewontin, 2000). < <

[30] Maynard Smith, 1999. < <

[31] Jacob, 1981. < <

[32] El nervio óptico es un haz de unos tres millones de cables, cada uno de los cuales conecta una célula retiniana con el cerebro. Cualquier ingeniero supondría que las fotocélulas que captan la luz están por delante y que los cables salen por detrás de la retina. Pues bien, resulta que en el ojo de los vertebrados (nosotros incluidos) las fotocélulas están colocadas al revés, con los cables saliendo por delante de la retina (menos mal que son lo bastante transparentes para que, a pesar de todo, el dispositivo funcione). La maraña de cables converge en un agujero de la retina (el llamado «punto ciego») a través del cual se abren paso hacia el cerebro. ¡Una auténtica chapuza! En cambio los ojos de los pulpos, que también son de tipo cámara, como los nuestros, tienen un diseño «racional», con las fotocélulas dispuestas como es debido y sin agujeros en la retina. Para más ejemplos de la torpeza ocasional del *grand bricoleur*, véase Williams, 1996. < <

[33] Crick, 1988. < <

[34] Moreno, 2008. < <

[35] Kauffman, 1993. < <

[36] Moreno, 2008. < <

[37] Incluso un adaptacionista ortodoxo como John Maynard Smith se dejó tentar por las ondas de Turing en su juventud; véase Maynard Smith, 1999. < <

[38] Wolpert, 1969. < <

[39] Carroll, 2005. < <

[40] Goodwin, 1994. < <

[41] Goodwin y Trainor, 1985. < <

[42] Maynard Smith, 1999. < <

[43] Moreno, 2008. <<

[44] *Ibid.* <<

[45] Camazine *et al.*, 2001. < <

[46] *Ibid.* < <

[47] Corning, 2005. < <

[48] Dobzhansky, 1962. < <

Notas del capítulo 3

[1] Dawkins, 1986. < <

[2] Como expone admirablemente Gould en su ensayo *El pulgar del panda*, la realidad de la evolución se defiende mejor con la fuerza de la evidencia que proporcionan los diseños imperfectos (como el del lenguado o el ojo de los vertebrados) o absurdos (como los huesos pélvicos vestigiales de las serpientes), difíciles de explicar como obra de un diseñador inteligente. < <

[3] Carroll, 2005. < <

[4] Carroll *et al.*, 2005. < <

[5] *Ibid.* < <

[6] Sampedro, 2002. < <

[7] Carroll, 2005; Moreno, 2008. < <

[8] Dawkins ha moderado bastante su discurso «ultraortodoxo» con los años, y ahora incluso admite alguna que otra excepción al gradualismo darwiniano, como en el caso del crustáceo *Scillarus* (la cigarra de mar o santiaguiño), un pariente de la langosta cuyas antenas planas recuerdan apéndices caudales, y que Dawkins interpreta como un mutante homeótico natural; véase Dawkins, 1996. < <

[9] Si se trasplanta el gen *Pax-6* del ratón a una mosca, se siguen formando ojos de mosca, lo que quiere decir que se trata de una señal conservada que induce la formación de ojos en cualquier metazoo por los genes que determinan la formación de los ojos propios de cada tipo de organismo. Es como el pistoletazo de salida que sirve para iniciar tanto una prueba de atletismo como una de motocross: la señal de inicio no cambia, y se ha conservado porque el receptor (en este caso, el oído del atleta o piloto) es el mismo; véase Levinton, 2001; Moreno, 2008 < <

[10] Carroll *et al.*, 2005. < <

[11] Maynard Smith, 1999. < <

[12] Moreno, 2008. < <

[13] Carroll *et al.*, 2005. < <

[14] Raff, 1996. < <

[15] Carroll *et al.*, 2005. < <

[16] *Ibid.* < <

[17] *Ibid.* < <

[18] Moreno, 2008 < <

[19] *Ibid.* <<

[20] Hoekstra y Coyne, 2007 <<

[21] *Ibid.* < <

[22] Moreno, 2008. < <

[23] Kirschner y Gerhart, 2005.

Véase el capítulo 7, *Facilitated Variation*, de *The Plausibility of Life: Resolving Darwin's Dilemma* (2005). (Nota de esta ed. digital) < <

[24] Moreno, 2008. <<

[25] Kirschner y Gerhart, 2005. < <

[26] Moreno, 2008. < <

[27] Carroll *et al.*, 2005. < <

[28] Kirschner y Gerhart, 2005. < <

[29] Moreno, 2008. < <

[30] Kirschner y Gerhart, 2005. < <

[31] Carmeliet y Tessier-Lavigne, 2005. < <

[32] *Ibid.* < <

[33] Moreno, 2008. < <

[34] *Ibid.* < <

[35] Kirschner y Gerhart, 2005. < <

[36] Moreno, 2008. < <

[37] *Ibid.* < <

[38] Kirschner y Gerhart, 2005. < <

[39] Moreno, 2008. < <

[40] *Ibid.* < <

[41] En sus conocidos experimentos de selección, Waddington gaseó sus moscas de laboratorio con éter. Seleccionando como reproductores los fenotipos que mejor resistían este tratamiento externo, al cabo de unas veinte generaciones fue capaz de obtener los fenotipos deseados sin necesidad de exposición a las condiciones externas selectivas. < <

[42] West-Eberhard, 2003. < <

[43] Kirschner y Gerhart, 2005.

Conserved core processes. (Nota de esta ed. digital) < <

[44] *Ibid.* <<

[45] *Ibid.* < <

[46] Moreno, 2008. < <

[47] Gould, 1977; McNamara, 1997. < <

[48] Moreno, 2008. <<

[49] En los ancestros de aves y mamíferos, cualquier tendencia a basar la determinación del sexo en un proceso más aleatorio habría sido favorecida por la selección. Presumiblemente, la señal ambiental fue sustituida por dos señales genéticas derivadas de dos alelos del mismo gen. Por duplicación y traslocación, estos alelos pudieron terminar como genes distintos en cromosomas distintos; véase Moreno, 2008. <<

[50] Gould y Lewontin, 1979; Sampedro, 2002. < <

[51] West-Eberhard, 2003. < <

[52] Moreno, 2008. <<

[53] West-Eberhard, 2003 < <

[54] Nijhout, 1991; West-Eberhard, 2003. < <

[55] Darwin, 1868 (citado en Moreno, 2008). <<

Notas del capítulo 4

[1] Bateson, 1894; Goldschmidt, 1940; Stanley, 1979; Gould, 2002 < <

[2] Del inglés *hopeful monster*, aunque «monstruo prometedor» quizá sería una traducción más correcta. < <

[3] Carroll, 2005. < <

[4] Véase la nota 8 del capítulo anterior. < <

[5] Carroll *et al.*, 2005. < <

[6] Carroll, 2005. < <

[7] Hull, 1980. < <

[8] Eldredge, 1985; Gould, 2002. < <

[9] Moreno, 2008. < <

[10] Hoffman, 1989. <<

[11] *Ibid.* < <

[12] Moreno, 2008. < <

[13] Lloyd y Gould, 1993. < <

[14] Levinton, 2001. < <

[15] Moreno, 2008. < <

[16] Hoffman, 1989. < <

[17] Raup, 1986. < <

[18] Stanley, 1979. < <

[19] Eldredge y Gould, 1972. <<

[20] Gould, 1982. < <

[21] Dennett, 1995. < <

[22] Gould, 1982. < <

[23] Moreno, 2008. < <

[24] Hoffman, 1989; Moreno, 2008. < <

[25] Levinton y Simon, 1980; Moreno, 2008. < <

[26] Gould, 1977. <<

[27] West-Eberhard, 2003. < <

[28] Moreno, 2008. < <

[29] Hoffman, 1989. < <

[30] Williams, 1992. < <

[31] Moreno, 2008. < <

[32] Van Valen, 1975. <<

[33] Moreno, 2008. < <

[34] El caso que Hoffman encuentra más convincente es la abundancia de taxones sexuales, presumiblemente debida a la selección preferente de las especies con reproducción sexual sobre las asexuales. La selección de especies parece favorecer sistemáticamente los clados sexuales frente a los grupos de clones asexuales, dada su mayor variabilidad poblacional. Se supone que la selección natural ordinaria no debería favorecer la reproducción sexual, pero las especies sexuales serían menos proclives a la extinción gracias a la mayor variabilidad genotípica promovida por la recombinación. Para una discusión en profundidad de este asunto, véase García Leal, 2008. <<

[35] Hoffman, 1989; Moreno, 2008. < <

[36] Moreno, 2008. < <

[37] Levinton, 2001. < <

[38] Rice, 1995. < <

[39] Moreno, 2008. < <

[40] *Ibid.* < <

[41] *Ibid.* < <

[42] *Ibid.* < <

[43] Darwin, 1859 (citado en Dennett, 1995). < <

[44] Eldredge y Gould, 1972; Gould y Eldredge, 1977. < <

[45] Mayr, 1963. < <

[46] Levinton, 2001. < <

[47] Moreno, 2008. < <

[48] Carroll, 1997 < <

[49] Turner, 1981. <<

[50] Levinton, 2001. < <

[51] Moreno, 2008. < <

[52] Ayala *et al.*, 1974.

En el artículo se muestra la distancia hasta llegar a especies separadas —entendemos que reproductivamente aisladas aunque morfológicamente indistinguibles o casi— son distancias equivalentes a la que separan las subespecies. La *distancia* se mide como diferencia o variación alélica en 36 loci de genes que codifican enzimas en poblaciones naturales de 14 taxones del grupo *Drosophila willistoni*. Las diferencias obtenidas fueron: subespecies **0,230** ± 0,016
especies crípticas **0,581** ± 0,039

Es de destacar que en las semiespecies —el primer estadio del aislamiento reproductivo— la diferenciación genética no es significativamente mayor, en promedio (**0,226** ± 0,033), que la que existe entre subespecies.

La diferencia genética entre especies morfológicamente distinguibles es **1,056** ± 0,068. (Nota de esta ed. digital) < <

[53] Pagel *et al.*, 2006 < <

[54] Moreno, 2008. < <

[55] *Ibid.* < <

[56] Douglas y Avise, 1982. < <

[57] Lande, 1979. En poblaciones de moscas que han pasado por cuellos de botella poblacionales de tan sólo una pareja se ha comprobado que apenas hay pérdida de variación genética. Pero, aunque el efecto fundador sea irrelevante, las poblaciones pequeñas podrían estar sometidas a una selección intensa capaz de reorganizar el genoma. Sin embargo, estudios de las poblaciones de *Drosophila* en Hawai no han evidenciado cambios genéticos importantes a pesar de la frecuente especiación. Es más, durante décadas se han seleccionado líneas de moscas de laboratorio a partir de una sola hembra fecundada, y sólo raramente se han detectado incompatibilidades reproductivas con la población de origen; véase Moreno, 2008. < <

[58] Moreno, 2008. < <

[59] Levinton, 2001. < <

[60] Gould, 1980. < <

[61] Darwin, 1868. < <

[62] Moreno, 2008. < <

[63] *Ibid*. Cuando el clima cambia, los organismos pueden responder trasladándose con su viejo hábitat. Si el clima refresca, en vez de desarrollar adaptaciones al frío, pueden ir hacia el ecuador. Los emigrantes que se trasladan con el hábitat (personalmente o mediante dispersión reproductiva) estarán mejor adaptados que la fracción de la población que no se mueve, la cual se enfrentará a unas nuevas condiciones a las que está peor adaptada, y a la competencia de otros emigrantes que acuden con el desplazamiento de su viejo hábitat. < <

[64] Odling-Smee *et al.*, 2003. < <

[65] Barnard, 1984. < <

[66] La plasticidad fenotípica también puede explicar cambios acelerados, al permitir a los organismos adaptarse enseguida a un extremo del gradiente medioambiental, sin tener que esperar a que la selección darwiniana convencional haga el trabajo. Por ejemplo, un cambio climático brusco puede inducir la expresión del fenotipo mejor adaptado a esas condiciones, y más tarde la selección natural puede favorecer cualquier cambio genético que facilite la inducción de dicho fenotipo en detrimento de otros fenotipos alternativos (la *acomodación genética* de West-Eberhard); véase West-Eberhard, 2003; Moreno, 2008. < <

[67] Levinton, 2001. < <

[68] Agustí, 1994. < <

[69] Moreno, 2008. <<

[70] Simpson, 1944. < <

[71] Haldane, 1949. < <

[72] Moreno, 2008. < <

[73] *Ibid.* < <

[74] Gould, 1980b. < <

[75] *Ibid.* < <

[76] Dennett, 1995. < <

[77] *Ibid.* < <

[78] Gould, 1992. < <

[79] *Ibid.* < <

[80] Dawkins, 1986. < <

[81] Dennett, 1995. <<

[82] Eldredge, 1989. < <

Notas del capítulo 5

[1] Williams, 1975; Maynard Smith, 1978. < <

[2] Williams, 1966; Dawkins, 1989. < <

[3] Williams, 1992. < <

[4] Hull, 1988. < <

[5] Weismann, 1889, 1904. < <

[6] Burt, 2000. < <

[7] García Leal, 2008. < <

[8] Burt y Bell, 1987. < <

[9] Este concepto puede definirse formalmente en los términos de la teoría matemática de la comunicación (Wagensberg, 2000): Cualquier objeto real divide el mundo en dos partes: él mismo y el resto del universo. Ambas partes se influyen mutuamente a través de una frontera real o imaginaria, de manera que los cambios en una inducen cambios en la otra. Los objetos vivos se caracterizan por su tendencia a independizarse de la incertidumbre del entorno, lo que equivale a la perpetuación de alguna identidad. Llamemos *individualidades a estos objetos vivos: una individualidad viva es una parte del mundo con cierta identidad que tiende a independizarse de la incertidumbre del resto del mundo*.

Una individualidad viva es un sistema abierto que intercambia materia, energía e información con su entorno. Lo que nos interesa aquí es la tercera de estas magnitudes. Si la termodinámica del no equilibrio nos proporciona una ecuación fundamental para el intercambio de materia y energía, la teoría matemática de la comunicación nos proporciona una ecuación fundamental para el intercambio de información. Para simplificar, supondremos un conjunto finito de estados a los que puede acceder un sistema vivo observable. Un sistema abierto es una partición particular del universo que puede describirse mediante la tripleta (B, E, Ξ)

donde B es el conjunto de probabilidades de los estados del sistema, E es el conjunto de probabilidades de los estados del entorno y Ξ es el esquema de transición a través de la frontera del sistema, es decir, la matriz de probabilidades conjuntas de los estados de sistema y entorno (Conrad, 1983), a saber:

$B = \{p(ß_i)\}\ i = 1 \dots n$

$E = \{p(\varepsilon_j)\}\ j = 1 \dots m$

$\Xi = \{p(ß_i, \varepsilon_j)\}$

Las consabidas relaciones entre estas probabilidades son:

$$p(ß_i, \varepsilon_j) = p(ß_i/\varepsilon_j)\, p(\varepsilon_j) = p(\varepsilon_j, ß_i) p(ß_i) = p(\varepsilon_j, ß_i) \geq 0$$

$$p(ß_i) = \Sigma\, p(ß_i/\varepsilon_j) p(\varepsilon_j) \geq 0$$

$$p(ß_i) = \Sigma\, p(\varepsilon_j/ß_i) p(\beta_i) \geq 0$$

siendo todos números positivos que satisfacen las condiciones de normalización

$$\Sigma p(ß_i) = \Sigma p(\varepsilon_j) = \Sigma p(ß_i/\varepsilon_j) = \Sigma p(\varepsilon_j/ß_i) = 1$$

La matriz de transición E define el canal de información que puede

establecerse entre el sistema vivo y su entorno. El caso extremo de ruido nulo corresponde a una matriz de probabilidades condicionadas que viene dada por la delta de Kronecker $p(ß_i/\varepsilon_j) = \delta ij$ con $\delta ij = 0$ para $i \neq j$ y $\delta ij = 1$ para $i = j$ y el extremo opuesto de incomunicación absoluta viene dado por

$$p(ß_i/\varepsilon_j) = p(ß_i) \text{ para todo } \varepsilon_j.$$

Un canal real, de ruido no nulo, quedará representado por una matriz de números entre estos dos límites. Por *estructura* entenderemos una colección particular de estados, $\{ß_1, ß_2 \dots ß_n]$ para el sistema vivo y $\{\varepsilon_1, \varepsilon_2 \dots \varepsilon_m\}$ para el entorno, accesibles con probabilidades $\{p(\beta_1),p(ß_2) \dots p(ß_b)\}$ y $\{p(\varepsilon_1), p(\varepsilon_2) \dots p(\varepsilon_m)\}$.Las probabilidades condicionadas $p(ß_i/\varepsilon_j)$ determinan la relación entre un entorno dado y la estructura compatible del sistema vivo. Inversamente, las probabilidades $p(\varepsilon_j/ß_i)$ dan cuenta de los estados disponibles del entorno para una estructura dada del sistema vivo. Introduzcamos ahora un par de funciones de entropía. Por un lado, llamaremos *complejidad del sistema* a la entropía de la estructura del sistema vivo: $H(B) = -\Sigma p(ß_i) \log_2 p(\beta_j)$

que mide la riqueza de alternativas del sistema. Por otro lado, definiremos la *incertidumbre del entorno* como la entropía de la estructura del entorno $H(E) = -\Sigma p(\varepsilon_i) \log_2 p(\varepsilon_1)$

También podemos definir la entropía del sistema vivo para un estado e_j del entorno J

$H(B/E = \varepsilon_j) = -\Sigma p(ß_1/\varepsilon_j)\log_2 p(ß_i/\varepsilon_j)$ Para obtener la entropía de la estructura del sistema para una estructura del entorno dada, promediamos las entropías del sistema para cada estado del entorno: $H(B/E) = \Sigma p(\varepsilon_j)H(B/E = \varepsilon_j = -\Sigma\Sigma pp(\varepsilon_j)p(\beta_i/\varepsilon_j)\log_2 p(\beta_i/\varepsilon_j)$ Esta entropía es la tolerancia potencial para el «ruido» del comportamiento del sistema vivo en relación con el del entorno, es decir, la *incapacidad de anticipación* del sistema. Así, la máxima capacidad de anticipación del sistema vivo corresponde a $H(B/E) = 0$ y la mínima a $H(B/E) = \log_2 m$. Similarmente, definimos la entropía de la estructura del entorno para una estructura del sistema dada como $H(E/B) = -\Sigma\Sigma p(\beta_i)p(\varepsilon_j/\beta_i)\log_2 p(\varepsilon_j/\beta_i)$ Esta entropía es la tolerancia potencial para el «ruido» del comportamiento del entorno en relación con el del sistema, es decir, la *indiferencia del entorno* respecto de un sistema vivo particular. Así, la máxima sensibilidad del entorno corresponde a $H(E/B) = 0$ y la mínima a $H(E/B) = \log_2 n$.

Estas cuatro entropías son fáciles de reconocer en el contexto de la teoría matemática de la comunicación. Ahora podemos considerar la interacción entre el sistema vivo y su entorno como un canal de información. La magnitud I(B, E) definida como I(B, E) = H(B) - H(B/

E)

es el flujo de información del sistema vivo al entorno. Similarmente, el flujo de información del entorno al sistema viene dado por $I(E, B) = H(E) - H(E/B)$

De aquí se sigue una bien conocida identidad fundamental (Shannon, 1948):

$$I(E, B) = H(E) - H(E/B) \equiv H(B) - H(B/E) = I(B, E)$$

que traducida en términos de interacción sistema-entorno viene a decir que la complejidad del sistema vivo menos su incapacidad de anticipación (respecto de su entorno) equivale a la incertidumbre del entorno menos su indiferencia (respecto de ese sistema vivo en particular).

Para mantener su identidad con independencia de las veleidades del entorno, una individualidad viva puede optar por aislarse. Pero esta independencia pasiva sólo puede ser una solución parcial o provisional, porque un sistema aislado tiende al equilibrio termodinámico. Evitar la extinción requiere una independencia activa, porque implica mantener un estado estacionario alejado del equilibrio termodinámico. Para ello el sistema vivo debe intercambiar información con su entorno, lo que implica un flujo de información $I(B, E)$ entre ambas partes. En otras palabras, cualquier fluctuación relevante de la fuente E debe inducir alguna respuesta del sistema que perturbe la estructura del entorno y/o la de la matriz de interacción Ξ para restaurar la estructura de la fuente B. Nos interesan las situaciones tales que las variaciones de la incertidumbre del entorno no alteran la complejidad del sistema, lo que puede plantearse mediante la forma variacional de la identidad fundamental $\delta I(B, E) = \delta H(B) - \delta H(B/E) = \delta H(E) - \delta H(E/B)$

junto con las condiciones

$$\delta H(B) \approx 0, \; |\delta H(B/E)| > 0$$

lo que equivale a

$$\delta H(E/B) - \delta H(B/E) = \delta H(E) > 0$$

si aumenta la incertidumbre del entorno, y

$$\delta H(E/B) - \delta H(B/E) = \delta H(E) < 0$$

si disminuye. Ésta es la expresión matemática de la idea de independencia de la incertidumbre del entorno. De estas relaciones se deduce que el sistema vivo puede responder a un incremento de la incertidumbre del entorno de dos maneras: (1) haciendo aumentar H(E/B) o (2) haciendo disminuir H(B/E). La primera estrategia corresponde a un incremento de los estados del entorno compatibles con la estructura del sistema vivo (lo que puede conseguirse incrementando la movilidad o modificando el entorno local, por ejemplo). La segunda estrategia consiste en incrementar la capacidad de anticipación, lo que equivale a reducir H(B/E). < <

[10] Inversamente, si la incertidumbre del entorno disminuye, entonces el sistema vivo puede permitirse sacrificar parte de su adaptabilidad en aras de la eficiencia. De ahí que la especialización y simplificación de los organismos tienda a aumentar con la predecibilidad del entorno. Pero, cuanto más se especializa, más frágil se vuelve el sistema vivo ante cualquier perturbación inesperada del mundo que lo rodea. < <

[11] En el caso de la simbiosis, la interpretación es esencialmente la misma: la identidad conjunta es más independiente de la incertidumbre del entorno que cada simbionte por separado. Aunque la dependencia mutua de los simbiontes puede aumentar, el conjunto es más independiente. Un buen ejemplo es el de los líquenes, asociaciones de un alga y un hongo capaces de sobrevivir en medios muy pobres, porque el alga produce alimento con los nutrientes reciclados por el hongo a partir de sus productos metabólicos de desecho. < <

[12] Darwin, 1859 < <

[13] Wynne-Edwards, 1962. < <

[14] Hamilton, 1964 < <

[15] Williams, 1966. < <

[16] Dawkins, 1989. < <

[17] Sober, 1993. < <

[18] García Leal, 2008. <<

[19] Wagensberg, 2009. < <

[20] Wagensberg, García Leal y Lins de Barros, 2010. < <

[21] La identidad genética colectiva puede definirse como la intersección entre las identidades genotípicas de los elementos que componen la colectividad (Wagensberg, García Leal y Lins de Barros, 2010). Para la evaluación del grado de individualidad de un colectivo de individuos, interesa dar una primera definición de dos magnitudes: la identidad de los individuos que forman parte del colectivo y la identidad del colectivo en cuestión. Podemos considerar que cada individuo *i* de los *n* que forman el colectivo se caracteriza por una colección A_i de μ_i elementos, $a_i = \{A_{i1}, A_{i2} \dots A_{ij}\}$
con $i = 1, 2 \dots n$ y $j = 1, 2 \dots \mu_i$

Definiremos la identidad colectiva Ω de una individualidad formada por n individuos A_i sencillamente como el conjunto intersección de todos ellos, es decir: $\Omega = \bigcap_{i=1}^{n} A_i i = 1, 2 \dots n$ Y definiremos la identidad individual I_i de los integrantes del colectivo como el conjunto de los elementos que no se comparten con el resto de los miembros del colectivo, es decir: $I_i = A_i \Omega$

La identidad colectiva es mínima (vacía) en el caso de la intersección nula ($\Omega = \emptyset$) y máxima en el caso de una perfecta homogeneidad ($A_i = A = \Omega$). La identidad individual, en cambio, es mínima (vacía) en el caso de homogeneidad perfecta ($I_i = \emptyset$) y máxima en el caso de nula intersección ($I_i = A$). En armonía con estas definiciones, parece sensato asignar una identidad genética máxima a las asociaciones de individuos genotípicamente idénticos, y nula a las asociaciones simbióticas entre individuos de especies distintas. < <

[22] Thorne, 1997. < <

[23] Reeve *et al.*, 1990 < <

[24] Himler *et al.*, 2009 < <

[25] Hamilton, 1964. < <

[26] Margulis, 1993; Margulis y Sagan, 1997. < <

[27] Keim *et al.*, 2004 < <

[28] Uno de los ejemplos más espectaculares de desarrollo en una individualidad supraorganísmica es la sofisticada arquitectura de los termiteros de *Macrotermes* y otras termitas cultivadoras de hongos. La estructura entera se edifica a partir de una cámara inicial excavada por una pareja fundadora y pasa por varias fases de desarrollo hasta el estadio maduro, en el que el termitero puede superar los cinco metros de altura y contener hasta dos millones de individuos. < <

[29] Abreu *et al.*, 2007. < <

[30] Abreu *et al.*, 2006. < <

[31] Wilson y Wilson, 2007. < <

[32] Wagensberg, García Leal y Lins de Barros, 2010. < <

[33] Grosberg y Strathmann, 2007. <<

[34] Mackie *et al.*, 1987. < <

[35] Wilson, 1971. < <

[36] Margulis y Sagan, 1997. < <

Notas del capítulo 6

[1] No obstante, la afirmación de Margulis de que los cilios y flagelos celulares proceden de espiroquetas simbiontes sigue sin convencer a todo el mundo. En realidad, la idea del origen simbiótico de la célula eucariota no era del todo suya, ya que se remonta al ruso Konstantin Merejkovsky, quien a principios del siglo XX ya sugirió que los cloroplastos de las plantas verdes tenían un origen simbiótico (de hecho, fue él quien acuñó el término «simbiogénesis»). Más tarde, en los años veinte, el norteamericano Ivan E. Wallin propuso que las mitocondrias procedían de bacterias simbiontes y afirmó que había conseguido cultivar mitocondrias aisladas (aunque luego se comprobó que tal cosa es imposible). En cualquier caso, a Margulis le corresponde el mérito de haber apreciado la auténtica trascendencia de la idea, y haberla defendido contra viento y marea durante muchos años hasta conseguir que la comunidad científica diera su brazo a torcer. < <

[2] Cavalier-Smith, 1987; Maynard Smith y Szathmáry, 1995. < <

[3] Van Ham *et al.*, 2004 < <

[4] Maynard Smith y Szathmáry, 1995. <<

[5] Margulis y Sagan, 2002. < <

[6] Van Ham *et al.*, 2004. < <

[7] Wallin, 1927. < <

[8] Moreno, 2008. <<

[9] Wiener, 1999. < <

[10] Moreno, 2008. <<

[11] *Ibid.* <<

[12] Todd, 1970; 2001. < <

[13] Moreno, 2008. < <

[14] Williamson, 2001. < <

[15] Moreno, 2008. < <

[16] Clarke, 2012. <<

[17] Citado en Moreno, 2008. < <

[18] Gil *et al.*, 2004. < <

[19] Dawkins, 1998. < <

[20] García Leal, 2008. < <

[21] Lyttle *et al.*, 1991. < <

[22] Corning, 2005. < <

[23] Maynard Smith y Szathmáry, 1995, 1999. < <

[24] Wright, 2000. < <

[25] Dawkins, 1996. < <

[26] El asunto puede complicarse aún más. En las especies dioicas hay árboles «hembra» que sólo producen flores femeninas y árboles «macho» que sólo producen flores masculinas, pero los higos masculinos contienen flores pseudofemeninas cuya única función es proporcionar alimento a las larvas de avispa. < <

[27] Un buen ejemplo de relación depredador-presa que ha derivado en mutualismo es la ganadería. Por mucho que algunos, con una óptica antropomórfica, se empeñen en contemplarla como una «esclavización» de los animales, lo cierto es que nuestro ganado doméstico tiene asegurada su supervivencia como especie, mucho más que sus parientes salvajes. < <

[28] Lorenz, 1963. < <

[29] Moreno, 2008. < <

[30] Wynne-Edwards, 1962. < <

[31] Williams, 1966. < <

[32] Wilson, 1980. < <

[33] Corning, 2005. < <

[34] Trivers, 1971. < <

[35] Véase, por ejemplo, Moreno, 2008. < <

[36] Famoso dicho atribuido a Samuel Butler. < <

[37] Lovelock, 1979. La excepción sería el género humano, que según James Lovelock, el padre de la idea de Gaia, por lo visto se niega a cooperar en el mantenimiento de este equilibrio planetario (véase Lovelock, 2009). < <

[38] Moreno, 2008. < <

[39] Dawkins, 1982; Odling-Smee *et al.*, 2003. <<

Notas del capítulo 7

[1] El máximo exponente del catastrofismo es el zoólogo y paleontólogo francés George Cuvier, quien consagró su carrera científica a intentar demostrar la imposibilidad de la evolución. Cuvier explicaba el reemplazamiento de unas faunas por otras en el registro fósil como el resultado de extinciones masivas debidas a grandes catástrofes naturales (como, por ejemplo, un diluvio universal) y la restitución de la fauna por inmigración desde otros lugares o creación repetida. < <

[2] Gould, 1989; Ward, 1997. < <

[3] Raup, 1991. < <

[4] De hecho, en contra de lo que suele pensarse, los procesos de extinción típicos son bastante más lentos que los eventos de especiación, que suelen parecer «instantáneos» a escala geológica (véase López-Martínez, 2009). < <

[5] Kauffman y Harris, 1996. <<

[6] Moreno, 2008. <<

[7] Hoffman, 1989; Moreno, 2008. < <

[8] Schopf *et al.*, 1975; Moreno, 2008. < <

[9] Dingus, 1984. < <

[10] Moreno, 2008. < <

[11] Hoffman, 1989. < <

[12] Sepkoski, 1984. < <

[13] Levinton, 2001. < <

[14] McKinney, 1997. < <

[15] Moreno, 2008. < <

[16] Van Valen, 1973. < <

[17] Jablonski, 1996. < <

[18] Kauffman y Harries, 1996. < <

[19] Hoffman, 1989. < <

[20] El grado de especialización de las especies fósiles se evalúa en función del diseño y la sofisticación de sus estructuras fosilizables, ya que ésta es la única información disponible acerca de su modo de vida. < <

[21] Boucot, 1978. < <

[22] Morris, 1995; Moreno, 2008. < <

[23] Moreno, 2008. <<

[24] Simpson, 1980. < <

[25] Kauffman y Harries, 1996. < <

[26] Moreno, 2008. < <

[27] No obstante, el exterminio en pocas décadas de la paloma migratoria americana, una de las aves más abundantes que han existido en tiempos históricos, no permite generalizar la asociación entre tamaño poblacional y probabilidad de extinción (al menos en tiempos históricos). < <

[28] Jablonski, 1993. < <

[29] Moreno, 2008. <<

[30] Simons, 2002. < <

[31] Conocido por la «regla de Cope», según la cual los linajes tienden a aumentar de tamaño a lo largo del tiempo evolutivo. < <

[32] Cope, 1896. < <

[33] Kauffman y Harries, 1996. <<

[34] Erwin, 1993. < <

[35] Hoffman, 1989. < <

[36] Agustí, 1994. <<

[37] Archibald, 1996. < <

[38] *Ibid.* < <

[39] Moreno, 2008. < <

[40] Archibald, 1996. < <

[41] Raup y Sepkoski, 1984. La nube de Oort es una envoltura que rodea el sistema solar, formada por miles de millones de cometas, que se encuentra más allá de la órbita de Plutón. < <

[42] Hoffman, 1989; Patterson y Smith, 1987. <<

[43] Kauffman, 1996. < <

[44] Margalef, 1996. <<

[45] Moreno, 2008. <<

[46] *Ibid.* < <

[47] Leakey y Lewin, 1995. < <

[48] Moreno, 2008. <<

Notas del capítulo 8

[1] Gould, 1988. < <

[2] Véase, por ejemplo, Dennett, 1995. < <

[3] Gould, 2002. < <

[4] Bonner, 1993; Valentine *et al.*, 1994. < <

[5] Gould, 1988b, 1996. < <

[6] Jacob, 1970. < <

[7] Agustí, 1998. < <

[8] Margalef, 1993. < <

[9] *Ibid.* < <

[10] Nosotros también actuamos así a menudo. Los etólogos saben desde hace tiempo que si a una rata se la premia de vez en cuando por accionar una palanca, acabará repitiendo el movimiento de manera compulsiva. Si se refuerza una conducta concreta mediante una recompensa intermitente, el resultado suele ser un hábito compulsivo. Este mecanismo psicológico está detrás de la adicción al juego. Es más, nuestra hambre de correlación entre acciones y recompensas es tanta que a menudo queremos ver correlaciones donde no las hay. Los ritos religiosos podrían explicarse al menos en origen, por este mecanismo, ya que en la mayoría de los casos se trata de pautas de comportamiento absurdas y desconectadas del problema que se espera solucionar a través de ellas, que se repiten de manera estereotipada. < <

[11] Plotkin, 1994. < <

[12] Kirschner y Gerhart, 2005. < <

[13] De Waal, 2005. < <

[14] Gould, 1990. <<

[15] Gould, 1989. <<

[16] Dennett, 1995. < <

[17] Gould, 1989. < <

[18] Conway Morris, 2003. < <

[19] Losos *et al.*, 1998. < <

[20] Carroll, 2006. < <

[21] Las opsinas son las proteínas contenidas en los conos retinianos que responden a distintas longitudes de onda de la luz reflejada por los objetos, y que estimulan las neuronas del nervio óptico, cuyos impulsos son interpretados por el cerebro, que es el que crea los colores. < <

[22] Carroll, 2006. < <

[23] West-Eberhard, 2003; Moreno, 2008. < <

[24] Moreno, 2008. < <

[25] Carroll, 2006; Moreno, 2008. < <

[26] Marino, 2002. <<

[27] Conway Morris, 2003. < <

[28] Doupe y Kuhl, 1999. < <

[29] Conway Morris, 2003. < <

[30] *Ibid.* < <

[31] Hunt, 2002; Weir *et al.*, 2002. < <

[32] Pepperberg, 1999. < <

[33] Westergaard y Suomi, 1994. <<

[34] Rook *et al.*, 1999. < <

[35] Solé y Manrubia, 1997; Drossel, 2001. < <

[36] A juzgar por lo que se sabe de los planetas detectados hasta ahora en otros sistemas solares, aunque los planetas más fáciles de detectar no son precisamente los más aptos para la evolución de la vida, y menos aún de la vida compleja, al encontrarse cerca del sol de turno. Puede que haya muchos planetas donde las condiciones sean parecidas a las de la Tierra, pero son mucho más difíciles de detectar. < <